

THÈSE

Pour obtenir le grade de
Docteur

Délivré par **L'UNIVERSITE DE MONTPELLIER**

Préparée au sein de l'école doctorale GAIA
De l'unité de recherche GECO du CIRAD
Et de l'unité de recherche Agroécologie de l'INRA

Spécialité :
Ecologie fonctionnelle et sciences agronomiques

Présentée par **Florence Tardy**

**Caractérisation fonctionnelle des stratégies de
compétition pour les ressources aériennes et
souterraines au sein d'une gamme d'espèces
végétales : application à la régulation biologique
des adventices par les plantes de services dans
l'agrosystème bananier antillais**

Soutenue le 1^{er} décembre 2015 devant le jury composé de

Mme Anne BONIS, Chargée de recherche, CNRS

M. Michel DURU, Directeur de recherche, INRA

Mme Muriel VALANTIN-MORISON, Chargée de
recherche, INRA

M. Christian GARY, Directeur de recherche, INRA

M. Eric GARNIER, Directeur de recherche, CNRS

Mme Gaëlle DAMOUR, Chargée de recherche, CIRAD

Invités :

M. Marc DOREL, Directeur de recherche, CIRAD

Mme Delphine MOREAU, Chargée de recherche, INRA

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Président du jury

Examineur

Co-encadrante de thèse

Directeur de thèse

Co-encadrante de thèse



A ma mamie...

Remerciements

En trois ans il se passe beaucoup de choses, on a beau se concentrer sur son travail la vie ne s'arrête pas pour autant. La thèse est le fil conducteur de ces trois ans de vie, au fil du temps on fait toujours de nouvelles rencontres, on vit de petites et de grandes aventures. La thèse n'est pas une aventure que l'on vit seul, heureusement !, et il est temps que je remercie tous ceux que j'ai rencontré sur ma route et qui m'ont apporté leur soutien d'une manière ou d'une autre. Pendant cette thèse je me suis baladée entre l'agronomie et l'écologie, entre le Cirad et l'Inra, Dijon et La Guadeloupe, l'UMR d'Agroécologie, l'UR GECO, l'UR ASTRO, Montpellier, Paris, la Hongrie, la Martinique... Je vous demande de m'excuser par avance, il y a de grandes chances que j'ai oublié de citer quelques personnes parmi toutes celles croisées en chemin.

Je remercie mes encadrants qui ont été mes premiers soutiens en Guadeloupe et à Dijon. Marc Dorel, merci d'avoir été mon directeur de thèse, d'avoir été disponible, je sais que la porte du bureau d'en face était toujours ouverte et toi toujours prêt à trouver une solution et à aller sur le terrain. Gaëlle Damour, merci d'avoir partagé ce bureau avec moi, et d'avoir répondu à mes milliers de questions, écouté mes milliers de plaintes et partagé des centaines de rires, j'ai eu beaucoup de chance de t'avoir comme encadrante ! Et bienvenue à Zoé ! Delphine Moreau, merci d'avoir tout fait pour que mes séjours à Dijon se passent bien, ils ont été un vrai bol d'air frais, merci pour toutes ces heures de discussions passionnantes, et ton optimisme revigorant, j'ai eu beaucoup de chance de t'avoir comme encadrante aussi ! Harry Ozier-Lafontaine, merci de m'avoir ouvert les portes de l'INRA de Guadeloupe et de l'équipe Astro, merci pour ces rencontres, ton enthousiasme et tes super idées.

Merci au CIRAD et à l'INRA d'avoir créé ce projet de thèse en commun et de l'avoir financé. En particulier merci à l'UR GECO qui m'a accueillie au Cirad : Jean-Michel Risède, Esther Saadoun et toute l'équipe sur le site de Montpellier. Merci à tous les collègues des bâtiments Agronomie et Fleur de Neufchâteau : Philippe Cattan, Vincent Bonnal, Hoa Tran-Quoc, Mylène Ramassami, Steewy Lakhia, Charles Meynard, Dimitri et Rony. Merci à Annabelle, pour toutes ces heures partagées sur le terrain pendant ton stage. Une pensée pour Christina Racel.

Merci à Philippe Lemanceau et à Nathalie Colbach qui m'ont accueillie dans l'équipe Système de l'UMR d'Agroécologie et à tous les collègues de Dijon pour leur soutien.

Merci à Marie-Laure Navas, Christophe Jourdan, Jean-Louis Chopart, Antoine Gardarin et Pascal Marnotte pour vos précieux conseils lors des comités de pilotage .

Merci à Anne Bonis et Michel Duru d'avoir accepté d'être les rapporteurs de cette thèse et merci à Muriel Valentin-Morison, Christian Gary et Eric Garnier d'avoir accepté d'être examinateurs de mon travail.

A tous mes collègues et amis de Guadeloupe, merci d'avoir été là pendant ces trois ans : Aurore, Camille, Clara, Esther, Emilie, Johan, JPP, Marlène, et la Fonkako team : Claire, Jean-Marie, Henry, Lili, Tom, Pauline, Joy, Al... à bientôt sous le soleil ou sous la neige !

A tous les collègues et amis de Dijon, merci d'avoir fait de mes séjours parmi vous de vrais moments de partage et de joie : Antoine, Aude, Florent, Floriane, Martin, Morgane, Nawel, Ophélie, Quentin, Rémi, Sarah, Violaine,.... Continuez les beertime, les cinéday, les soirées dégust', les réunions thésards qui font partager autre chose que le boulot !

Un très grand merci à vous mes amis que j'ai rencontré avant de me lancer dans cette thèse et qui malgré l'éloignement êtes restés très importants pour moi, vivement que l'on se revoie pour se créer de nouveaux très beaux souvenirs! Des plus récents au plus anciens : les amis d'Agroparistech (Anaïs, Maëlle, Maëlle, Lucie, Hélène, Momo, Christophe,...), les vieux amis de la prépa (Hugues, Mélanie, Benoit, Clément, Paul, Léa, Foucauld, Adeline, Marie...), les très vieux amis scouts (Benoit, Clem, Billy, Christophe...) et les très très vieux amis depuis le collège et le lycée (Elo, Caro, Joh, Kev, Biker, Claudel, la team J'accuse (Will, Max, Xav, Robin), Tony, Sarah, Charl, Lucie, Lauranne, Delphine, Biggie, Ju,...). C'est un bonheur de vous retrouver à chaque fois !

Un immense merci à ma famille pour leur soutien, leur amour et leur confiance sans faille : Papa, Maman, Oliv, Bast, Lucie merci !!!! Merci à mes grands-parents que je soupçonne de m'avoir transmis ce gout inné pour la nature et l'agronomie ! Merci à tous mes oncles et tantes et cousins et cousines parce que la famille c'est important et que c'était toujours une bouffée d'oxygène de se revoir chaque année!

And Olivier thank you my dear husband for being there in my life !

Sommaire

Liste des abréviations	11
Liste des espèces	11
INTRODUCTION GENERALE	13
1. Contexte général.....	15
a) L'agro-écosystème bananier.....	15
b. Les services agro-écosystémiques et les plantes de services.....	19
2. Les processus de compétition.....	23
a) La compétition pour la lumière	23
b) La compétition pour les ressources du sol.....	24
3. L'écologie fonctionnelle et les traits fonctionnels.....	25
4. De l'agronomie à l'agro-écologie.....	28
5. Objectifs & Hypothèses.....	29
6. Méthodes	31
a. Choix des espèces.....	31
b. Choix des traits	34
c. Conditions de croissances.....	35
7. Démarche et agencement des chapitres de la thèse	38
CHAPITRES DE THESE	41
CHAPITRE I	43
Stratégies aériennes de compétition pour la lumière	43
Chapitre I : Stratégies aériennes de compétition pour la lumière.....	45
INTRODUCTION du Chapitre I.....	45
I.1 INTRODUCTION	47
I.2 MATERIALS AND METHODS	50
I.2.1 Plant species and experimental conditions.....	50
I.2.2 Selection of plant traits related to aboveground competition for light: light acquisition and aboveground interference abilities	52
I.2.3 Plant trait measurements	53
I.2.4 Statistical analysis	54
I.3 RESULTS	54
I.3.1 Characterisation of light acquisition traits and their correlations.....	54
I.3.2 Traits explaining the majority of the variability between species.....	57
I.3.3 Light acquisition strategies of cover plant species.....	59

I.3.4 Links between light acquisition strategies and aboveground interference abilities	59
I.4 DISCUSSION	60
I.4.1 Species position on ecological trade-offs.....	60
I.4.2 Light acquisition strategies of cover plants.....	61
I.4.3 Do aboveground interference abilities overlap with light acquisition strategies?.....	62
I.4.4 Light competition strategies.....	63
I.4.5 Using this characterisation to choose cover plants for banana cropping systems	64
I.5 CONCLUSION	65
I.6 ACKNOWLEDGEMENTS	66
I.7 REFERENCES.....	66
I.8 APPENDIX	70
CONCLUSION du Chapitre I	73
CHAPITRE II	75
Stratégies souterraines de compétition pour les ressources de sol	75
Chapitre II : Stratégies souterraines de compétition pour les ressources de sol.....	77
INTRODUCTION du Chapitre II	77
II.1 INTRODUCTION	79
II.2 MATERIALS AND METHODS.....	82
II.2.1 Plant species and experimental conditions	82
II.2.2 Selection of plant traits related to belowground competition for water and nutrients	82
II.2.3 Measurements and calculation of plant traits.....	84
II.2.4 Statistical analysis.....	85
II.3 RESULTS	85
II.3.1 Soil resource acquisition traits.....	85
II.3.2 Correlations between traits influencing the acquisition of soil resources.....	85
II.3.3 Soil resource acquisition strategies.....	86
II.3.4 Links between soil resource acquisition strategies and light acquisition strategies.....	89
II.3.5 Prospection zone for soil resources	91
II.4 DISCUSSION.....	93
II.4.1 Trade-offs in root structure and root distribution in the soil.....	93
II.4.2 Competitive strategies for the acquisition of soil resources and resources acquired preferentially	93
II.4.3 Links between soil resources and light acquisition traits and strategies.....	94
II.4.4 Soil root distribution of cover plants in comparison with banana	95
II.5 CONCLUSION.....	96
II.6 ACKNOWLEDGEMENT	97

II.7 REFERENCES	98
II.8 APPENDIX.....	102
CONCLUSION du Chapitre II.....	105
CHAPITRE III	109
Interactions entre stratégies de compétition	109
Chapitre III : Interactions entre stratégies de compétition	111
INTRODUCTION du Chapitre III	111
Problématique et questions.....	111
Démarche.....	112
MATERIEL ET METHODES	113
Méthodologie de l'expérimentation	113
Le choix des espèces	115
Densités des adventices, des PdS et dates de mesure	117
Le design et les conditions expérimentales	118
Les traits mesurés sur les adventices et les plantes de service	120
Les analyses statistiques	122
RESULTATS	122
Les traits de réponses de l'adventice <i>B. pilosa</i> en culture mono- ou bi-spécifiques	122
Les corrélations entre traits de réponse de l'adventice et l'analyse en composante principale... ..	125
Les traits d'effet des plantes de service mises en compétition avec l'adventice <i>B. pilosa</i>	127
DISCUSSION	128
Les traits de réponse de l'adventice.....	128
Les stratégies de compétition et les traits d'effet des plantes de service.....	129
Les limites de l'étude	129
CONCLUSION du Chapitre III.....	131
CHAPITRE IV	133
DISCUSSION GENERALE	133
L'intérêt des traits fonctionnels et des stratégies pour étudier la compétition entre espèces d'un agrosystème	139
Limites de l'étude et perspectives d'amélioration.....	142
Portée agronomique des travaux : contribution au choix de PdS adaptées aux systèmes bananiers.....	143
CONCLUSION GENERALE	151
Conclusion.....	153
Bibliographie	157
Valorisation	173

Liste des abréviations

BMa : aboveground dry biomass, biomasse sèche aérienne
CW : crown width, envergure
D : mean root diameter, diamètre moyen racinaire
DI : mean root impact density, densité d'impact racinaire moyenne
Dpi : dot per inch, point par pouce
FDR : false discovery rate, taux de fausses découvertes (statistique)
H : height, hauteur
LARa : aboveground leaf area ratio, rapport de surface foliaire = ratio entre la surface de feuille totale et la biomasse sèche aérienne
LDMC : leaf dry matter content, teneur en matière sèche foliaire
LES : leaf economic spectrum, syndrome économique foliaire
LMFa : aboveground leaf mass fraction, proportion de masse foliaire
LNC : leaf nitrogen content, teneur en azote foliaire
LSA : leaf soil area ratio = ratio entre la surface totale de feuille et la surface de sol couverte par la plante
PBD : plan banane durable
PCA, ACP : principal component analysis, analyse en composante principale
PdS : plante de service
RGR : relative growth rate, vitesse relative de croissance
SdC : système de culture
SLA : specific leaf area, surface foliaire spécifique, ratio entre la surface d'une feuille et sa biomasse sèche
SRA : specific root area, surface racinaire spécifique = ratio entre la surface d'une racine et sa biomasse sèche
TLa : total leaf area, surface foliaire totale
Z : zone of root exploration, zone d'exploration racinaire

Liste des espèces

AP : *Arachis pintoï* Krapov. & W.C.Greg.
B925 : *Musa* spp., AAA group, 'Cirad925'
Bcav : *Musa* spp., AAA group, Cavendish subgroup, '902'
BD : *Brachiaria decumbens* Stapf
BP : *Bidens pilosa* L.
BR : *Brachiaria ruziziensis* Germ. & C.M.Evrard
CCG : *Cajanus cajan* 'Guadeloupe' (L.) Millsp
CP : *Centrosema pascuorum* Benth.
CS : *Crotalaria spectabilis* Roth
CZ : *Crotalaria zanzibarica* Benth.
DL : *Dolichos lablab* L.
GS : *Gliricidia sepium* (Jacq.) Walp.
MD : *Mucuna deeringiana* (Bort) Merr.
N : *Vigna unguiculata* 'David' (L.) Walp. / Niébé
NW : *Neonotonia wightii* (Wight & Arn.) J.A.Lackey
P : *Momordica charantia* L. / Paroka
PN : *Paspalum notatum* Flüggé
PP : *Pueraria phaseoloides* (Roxb.) Benth.
RC : *Ricinus communis* L.
SG : *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw.
TP : *Tagetes patula* L.

INTRODUCTION GENERALE

1. Contexte général

a) L'agro-écosystème bananier

La production de bananes aux Antilles

Aux Antilles françaises la banane est la principale culture d'exportation en termes de rente mais la deuxième après la canne à sucre en termes de surface cultivée. L'export a représenté 99% de la production de banane de Guadeloupe et de Martinique commercialisée en 2012 dont 75% à destination de la métropole, soit environ 250 000 tonnes pour le marché français qui représentait une valeur de 115 000 euros (<http://daaf971.agriculture.gouv.fr>). En 2014 c'est 72 909 tonnes de bananes qui ont été exportées depuis la Guadeloupe (<http://www.insee.fr/>). Cette culture est aujourd'hui essentielle au dynamisme économique des Antilles et la mondialisation de ce commerce a été à l'origine d'une forte intensification de la production. La culture de banane (genre *Musa*) repose sur une monoculture intensive de la variété Cavendish, avec un emploi massif d'intrants chimiques. Cette production intensive a provoqué une surexploitation des terres et favorisé le développement de bioagresseurs : nématodes, charançon et adventices. Les bananiers sont aussi la cible de maladies fongiques comme la fusariose, la cercosporiose jaune et plus récemment la cercosporiose noire. Les moyens de lutte mis en place contre ces bioagresseurs et ces maladies ont été chimiques : herbicides, nématicides, insecticides et fongicides. Ils ont provoqué de fortes dégradations de l'écosystème par pollution des eaux et des sols et ont impacté la santé des agriculteurs. Dans un contexte de préoccupation croissante des pouvoirs publics concernant la réduction et l'utilisation des intrants chimiques, la profession bananière est tournée désormais vers le développement de systèmes de culture durable.

Les systèmes de culture de banane

Les systèmes conventionnels en bananeraie se déclinent en différentes versions (Dorel, communication personnelle):

Les systèmes traditionnels de **bananeraies pérennes** se trouvent principalement dans les zones de montagne non mécanisables. Ces bananeraies peuvent être établies en culture pure ou en association avec des cultures annuelles comme l'igname et des cultures pérennes comme le café.

Dans les zones mécanisables on trouve des **bananeraies replantées** périodiquement selon trois systèmes de culture :

- une **culture pure** conduite pendant 5-6 ans, suivie, après de destruction de la bananeraie d'une phase de **jachère** d'environ 12 mois, avant replantation d'une nouvelle bananeraie (Fig. 1). Un bananier va donner un régime après 9 à 11 mois de culture (=1 cycle) puis c'est un rejet du pied mère qui a été sélectionné qui va se développer pour produire à son tour un régime, ainsi **6 à 7 cycles** vont se succéder.
- une **culture pure** replantée tous les **3 cycles sans jachère**
- une **culture pure en rotation tous les 5 cycles** avec une **autre culture** comme la canne à sucre ou l'ananas.

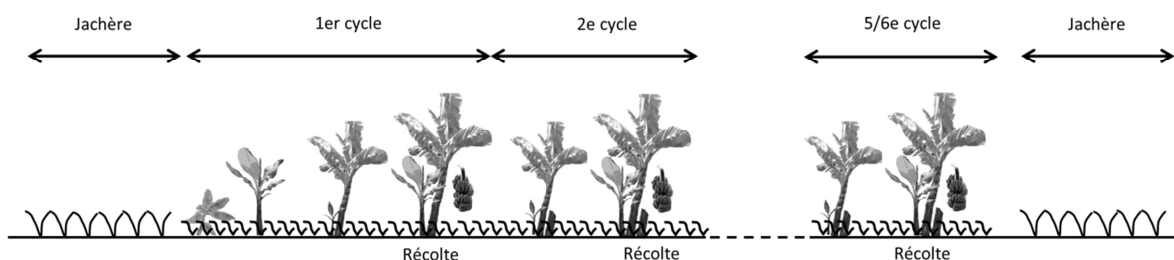


Fig. 1: Schéma des cycles bananiers pour une culture pure replantée après jachère

Les systèmes de cultures prédominants aujourd'hui sont la culture pure avec jachère et la culture pure avec rotation de canne. Cela s'explique par l'utilisation de vitroplants (plants sains issus de multiplication végétative in vitro) de bananier lors de la replantation depuis les années 90 qui nécessitent d'être implantés sur des sols sains dépourvus de nématodes. En effet l'utilisation de vitroplants et la mise en place de jachère ont été proposé par le Cirad aux Antilles comme un « package technique » pour lutter contre les nématodes. Un sol sain est aujourd'hui une condition indispensable pour que le planteur reçoive des subventions européennes pour la production de banane. Les systèmes incluant une phase de jachère assainissante ou une rotation avec une autre culture favorise la remise en état des sols et sont ainsi privilégiés. Dans la suite de ce document lorsque nous parlerons du « système de culture bananier » cela fera référence au système de culture (SdC) avec une culture pure replantée après jachère.

Ces SdC consomment encore beaucoup d'intrants chimiques. Les herbicides représentent le premier poste d'utilisation d'intrants en quantité de substance active apportée (Fig. 2), avec en moyenne 5 à 6 traitements par an ce qui représentait en Guadeloupe en 2012 environ 5 kg de substance active par ha et par an (Bourgouin, 2013).

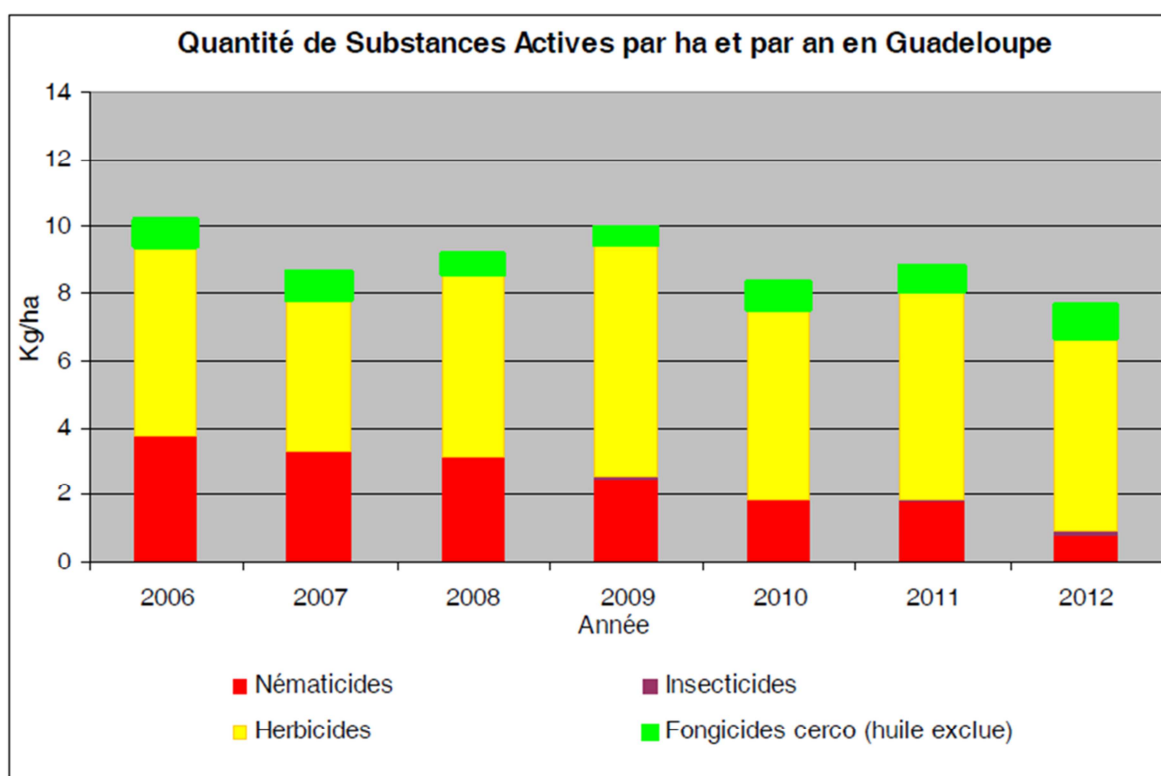


Fig 2 : Evolution de la consommation totale de substances actives par hectare de bananeraie de Guadeloupe (D'après Bourgouin (2013))._cerco=cercosporiose

Ce recours important aux herbicides s'explique notamment par le climat tropical humide et chaud des Antilles particulièrement favorable à une croissance continue et rapide des adventices tout au long de l'année. Cette forte pression des adventices représente une importante compétition pour les ressources avec le bananier qui est particulièrement néfaste en phase d'installation.

Le Plan Banane Durable

Depuis la mise en place du Plan banane durable (PBD) aux Antilles porté par le Cirad, l'IT² (institut technique tropical) et l'UGPBAN (union des groupements de producteurs de bananes de Guadeloupe et de Martinique) destiné à améliorer les rendements bananiers tout en diminuant les intrants chimiques dans la parcelle, une lente transformation de ce SdC conventionnel est en cours.

L'équipe GECHO du Cirad intervient dans le PBD au niveau de la plateforme d'évaluation des systèmes de culture innovants.

Lors d'un premier PBD (de 2008 à 2013) la plateforme d'évaluation des systèmes de culture innovants a eu pour objectifs de développer des prototypes de systèmes de culture à faibles niveaux d'intrants et adaptés aux conditions pédoclimatiques reposant sur l'intégration de plantes de services (PdS), l'apport de matière organique exogène et/ou la limitation des pratiques susceptibles de générer des perturbations du milieu. Pour cela une collection de plantes de service d'intérêt a été mise en place et caractérisée vis-à-vis de services agro-écosystémiques potentiels.

Les pratiques ont évoluées, une lutte biologique contre le charançon a été mise en place, ainsi qu'une jachère « raisonnée » pour contrôler la végétation naturelle sans utilisation d'intrants chimiques (Fig. 3).

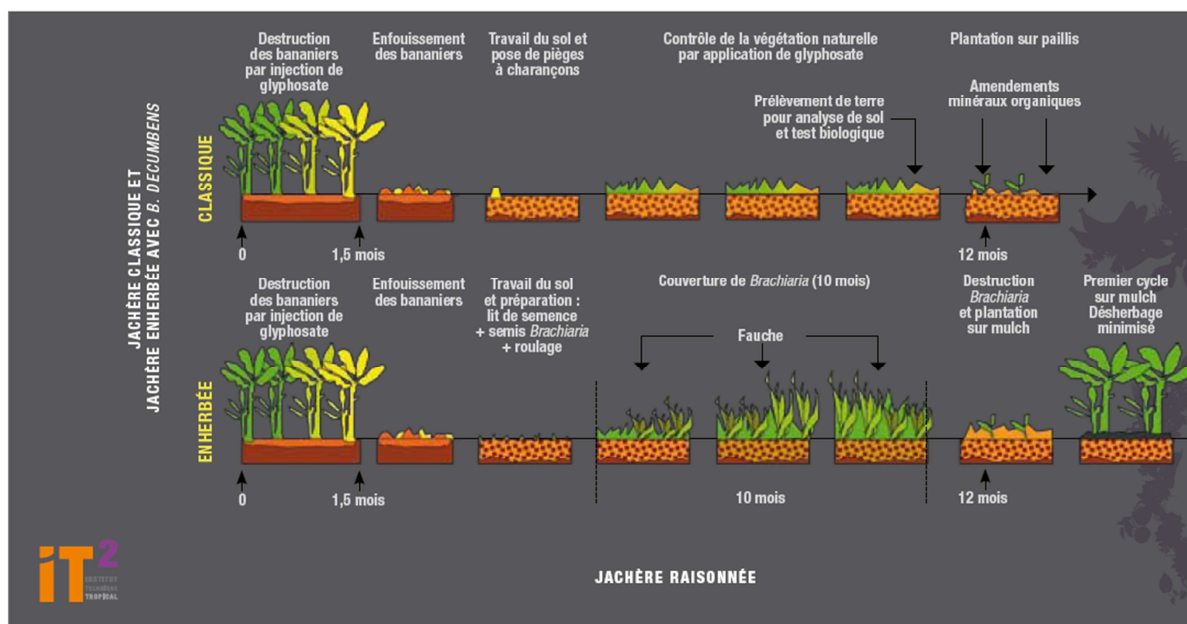


Fig. 3 Succession des pratiques pour une jachère classique et une jachère enherbée. D'après IT²

Un deuxième PBD a été lancé en 2014 avec pour objectifs la mise en place de système de culture pour une conduite en agriculture biologique, l'optimisation de techniques pour améliorer la production d'une nouvelle variété de banane et l'évaluation des PdS sur le statut organique du sol et la disponibilité en azote.

La recherche de techniques alternatives à l'utilisation d'intrants chimiques, comme l'introduction de PdS pour lutter contre les adventices fait partie de la dynamique du PBD.

b. Les services agro-écosystémiques et les plantes de services

Services et plantes de service

L'intérêt de maintenir un certain niveau de biodiversité au sein des espaces cultivés est croissant pour obtenir des systèmes durables et résilients depuis le Millenium Ecosystem Assessment (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Cet intérêt repose sur le fait que le maintien de la biodiversité apporte des bénéfices à la population humaine. Ces bénéfices sont appelés services agro-écosystémiques. Les services agro-écosystémiques ont été classés en différentes catégories : d'approvisionnement, de régulation, culturel et de soutien (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Ces services peuvent-être dits « intrants » lorsqu'ils apportent un service qui bénéficie directement à l'agroécosystème (ex : service de régulation de la pollinisation) et « produits » lorsqu'ils apportent un service produits par l'agroécosystème (ex : service de production de fibre végétale) (Zhang *et al.*, 2007; Le Roux *et al.*, 2008). Depuis, de nombreuses études ont été menées pour quantifier les services, les organismes qui délivrent les services ou encore les effets du milieu sur ces services (Brauman *et al.*, 2007; Diaz *et al.*, 2007; Luck *et al.*, 2009). Parmi les différents écosystèmes pouvant bénéficier de ces services, les agroécosystèmes sont des lieux privilégiés pour promouvoir la biodiversité et les régulations naturelles car ils ont depuis longtemps été intensifiés et simplifiés pour augmenter leur productivité et sont aussi devenus plus sensibles aux stress biotiques et abiotiques (Dore *et al.*, 2011; Koochafkan *et al.*, 2012; Duru *et al.*, 2015). Mais les agroécosystèmes peuvent aussi subir des dis-services tels qu'une diminution de la production ou une augmentation des charges liés à cette biodiversité (ex : augmenter l'arrosage d'une parcelle suite à une compétition pour l'eau trop importante) (Zhang *et al.*, 2007).

Différents organismes, dont les végétaux, peuvent rendre ces services. Par exemple des services d'approvisionnement peuvent être délivrés par les plantes fourragères, culturel et esthétique par des plantes à fleurs, de soutien par les plantes avec un fort système racinaire permettant de décompacter le sol ou encore de régulation par les plantes capables de réguler des bioagresseurs tels que les nématodes et les adventices (Lu *et al.*, 2000; Scheepens *et al.*, 2001; Mediene *et al.*, 2011). Ces plantes sont alors appelées plantes de service (PdS).

Les services agro-écosystémiques dans l'agro-écosystème bananier

Aujourd'hui des systèmes de cultures (SdC) innovants incluant une biodiversité choisie dans les bananeraies sont à l'étude pour limiter le recours aux intrants chimiques et aux herbicides en particulier. Ces SdC reposent sur l'utilisation de plantes de service (PdS),

afin de remplir les principaux services agro-écosystémiques attendus en bananeraie : **réduction de la pression des adventices et des nématodes** phytoparasites du bananier et **amélioration de la fertilité chimique du sol** en particulier en phase d'implantation (Fig. 4). Les PdS sont des espèces introduites à différentes périodes de culture ou inter-culture (jachère améliorée). En période de culture, l'introduction de PdS peut aussi être à l'origine d'un dis-service car les PdS peuvent être source de compétition avec la culture principale (Fig. 4).

Services rendus par les plantes de couverture dans les agroécosystèmes bananiers

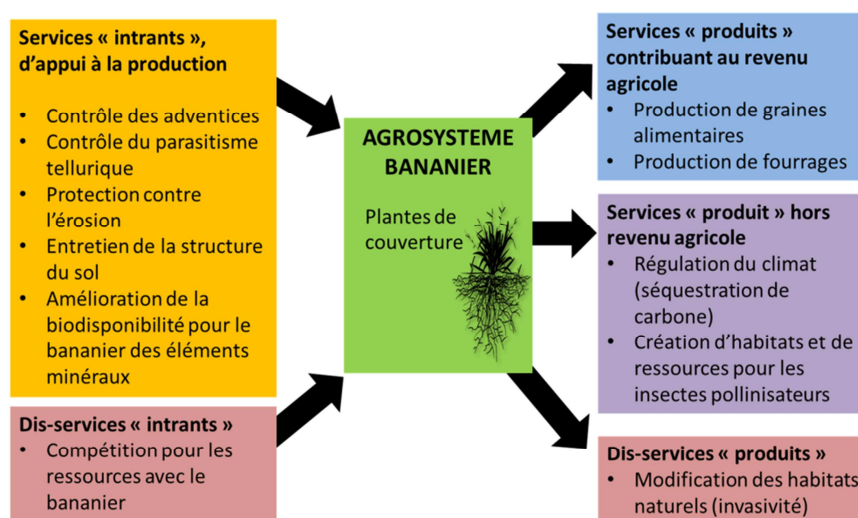


Fig. 4: Schéma des services « intrants » et des services « produits » rendu par les plantes de services dans les agro-écosystèmes bananiers. Damour non publié.

Dans le cadre du PBD des études ont été menées afin de restaurer, grâce à des PdS, les fonctions de régulation des bio-agresseurs, fixation de l'azote atmosphérique, d'amélioration de la biodisponibilité des éléments nutritifs, de construction de porosité biologique et d'optimisation de l'interception de l'eau et des éléments nutritifs par les systèmes racinaires.

Les services identifiés ont été reliés à ces fonctions (Fig. 5). Ainsi pour accomplir un service donné on va chercher à mettre en place une biodiversité assurant la ou les fonctions associées. Par exemple pour le service de régulation des adventices on va s'orienter sur des PdS capable d'accomplir des fonctions de compétition pour la lumière et/ou de barrière physique à la germination et l'émergence de plantules adventices et/ou d'allélopathie (Fig. 5).

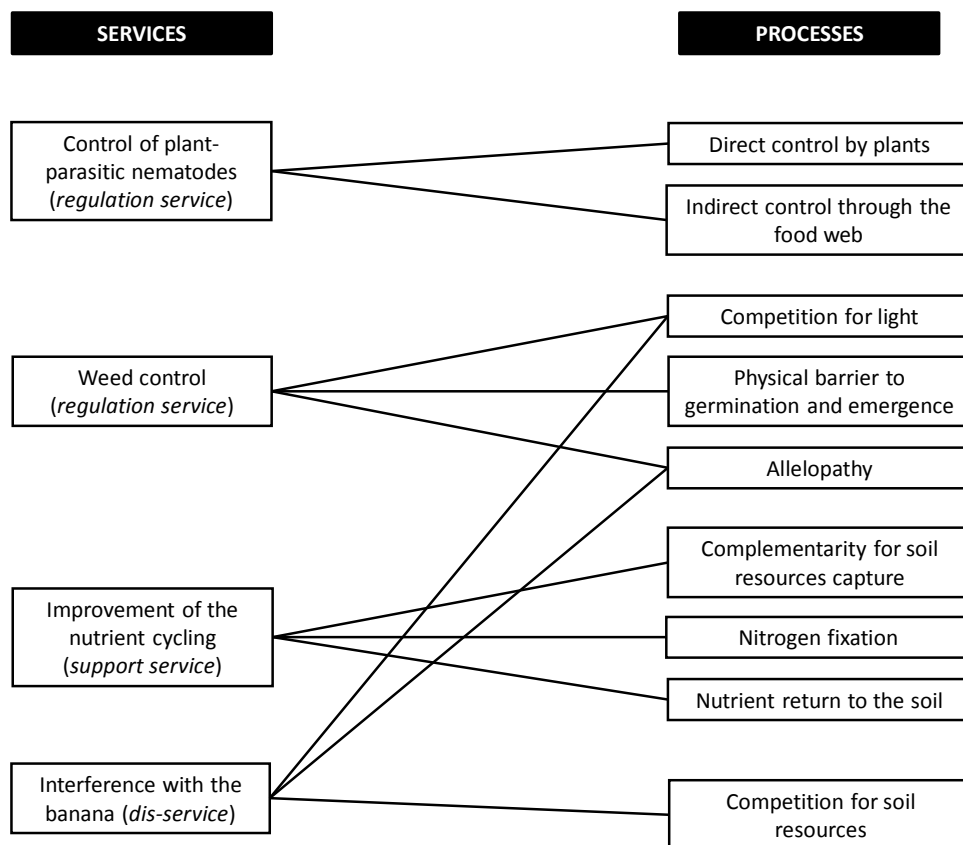


Fig. 5 : Les services rendus par les plantes de services dans les agroécosystèmes bananiers et les processus associés pour les accomplir. D’après Damour *et al.* (in press)

Les services ne sont pas attendus au même moment dans le système de culture (Fig. 6). Par exemple le contrôle des nématodes est attendu en phase de jachère pour obtenir un sol sain avant l’implantation des nouveaux bananiers. Tandis que le service lié à l’amélioration des cycles des nutriments est destiné à la phase de production du bananier. On ne recherche donc pas nécessairement une PdS à installer de manière pérenne dans l’agroécosystème, elle peut être introduite de manière ponctuelle pour accomplir un service à un moment donné. De plus, lorsque plusieurs services sont attendus à un même moment et qu’aucune plante n’est capable de les remplir à elle seule, un mélange de PdS peut être nécessaire pour accomplir les différentes fonctions.

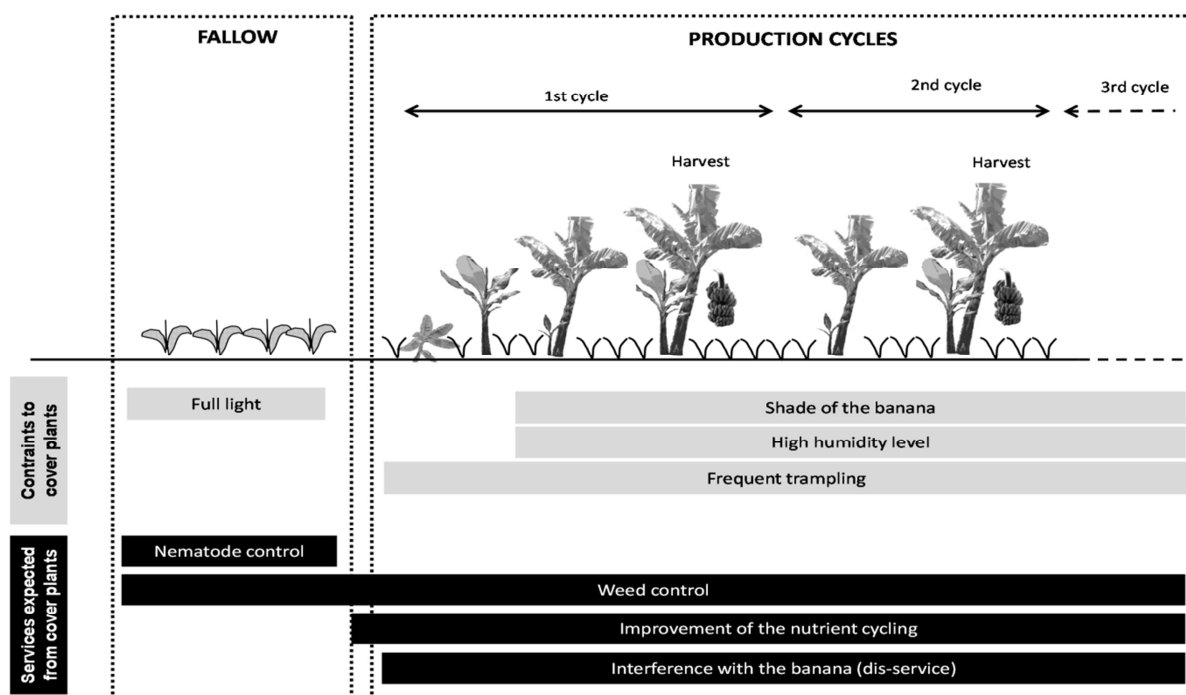


Fig. 6 : Phases des systèmes de culture aux Antilles françaises pour une culture pure replantée après jachère et répartition des contraintes de l'agroécosystème pour les PdS et des services dans le temps. D'après Damour *et al.* (in press).

Les adventices et les plantes de service

Les adventices sont présentes en jachère et au cours des cycles de production de la banane, le service de régulation des adventices est donc attendu tout au long des phases du système de culture (Fig. 6). Les contraintes ne sont pas les mêmes suivant les périodes de jachère, d'implantation des bananiers ou au cours des phases de production de bananes. La pression adventice est la plus forte lorsque la quantité de lumière qui atteint le sol est la plus forte, c'est-à-dire en jachère et en phase d'implantation des bananiers (Fig. 6).

La flore adventice des cultures des Antilles a été étudiée et recensée dans le cadre du programme Adventilles porté par le CTCS (Centre Technique de la Canne à Sucre), l'IT², la FREDON et le Cirad : elle est très diverse (plus de 70 espèces recensées) et présente des espèces particulièrement nuisibles car envahissantes et résistantes aux herbicides (ex : famille des Cyperaceae). Cette pression adventice est surtout néfaste lors de la phase d'implantation des bananiers en 1^{er} cycle. Une forte compétition à cette période clé du développement peut engendrer des retards de production. Et c'est donc à cette période que les doses d'herbicides sont les plus fortes en SdC conventionnel. C'est par la compétition souterraine que les adventices ralentissent la croissance du bananier lorsqu'il est jeune (Damour 2015). Par la suite lorsque les bananiers se développent, la canopée se ferme et la quantité de lumière qui

arrive au sol très réduite. Ainsi le développement et la croissance des adventices sont en partie maîtrisés par ce fort ombrage.

Dans ces systèmes multi-espèces (bananiers, PdS, adventices), la compétition entre plantes pour l'acquisition des ressources a ainsi un rôle central avec des effets partagés sur la productivité du système. L'introduction de PdS a pour objectif de réguler les adventices. La compétition entre PdS et adventices est à la fois aérienne par compétition pour la lumière et souterraine par compétition pour les ressources du sol. En présence de bananier si la PdS est plus petite que le bananier elle n'entrera pas en compétition pour la lumière avec ce dernier, en revanche elle peut tout de même exercer une compétition pour les ressources du sol si les systèmes racinaires partagent la même zone d'influence. La zone d'influence est la zone déterminée par le volume de la plante dans laquelle celle-ci pousse et prélève les ressources nécessaires à sa croissance (Schwinning and Weiner, 1998). L'utilisation des PdS peut permettre la régulation des adventices (service) mais peut également impacter la productivité des bananiers (dis-service) et des autres PdS, limitant les services attendus. Pour que l'utilisation de PdS permette de maximiser les potentialités de régulation des adventices il faut que celle-ci repose sur un choix réfléchi des caractéristiques des PdS à introduire (en fonction de celles des adventices à réguler) et de leur positionnement spatio-temporel dans le SdC. L'effet attendu des PdS choisies sera dans ce cas de minimiser la compétition pour les ressources du sol avec le bananier et de maximiser la compétition pour la lumière avec les adventices sans impacter le bananier qui est plus haut, c'est-à-dire d'obtenir le meilleur compromis. La diversité de PdS potentiellement intéressantes et d'adventices rencontrées dans les agroécosystèmes bananiers est très grande (plus de 100 espèces). Or peu de méthodes sont disponibles pour rationaliser les choix des plantes de service dans un objectif de régulation biologique des adventices par compétition pour les ressources.

2. Les processus de compétition

a) La compétition pour la lumière

Au-dessus de la surface du sol, la ressource lumineuse est essentielle à la croissance des plantes et devient source de compétition lorsqu'elle est limitante. Cette ressource est essentielle à la croissance des plantes car elle leur permet, via le processus de photosynthèse, de produire des assimilats carbonés qui rentrent dans la constitution des différents organes aériens et souterrains de la plante. La lumière est une ressource unidirectionnelle. Bien que la

direction des rayons lumineux varie au cours d'une journée, la plante qui sera plus haute que les autres captera la lumière tandis qu'elle provoquera un ombrage et donc une plus faible disponibilité de la ressource pour les plantes plus basses. La position des plantes dans les strates de la canopée est donc déterminante pour l'accès à cette ressource et leur confère un avantage disproportionné : on dit que la compétition pour la lumière est « asymétrique » par rapport à la taille des plantes. L'acquisition et l'utilisation de la lumière reposent sur quatre principaux processus : l'interception de la lumière par la surface des feuilles, la conversion de la lumière en énergie pour produire des assimilats carbonés, la demande en assimilats carbonés et l'allocation des assimilats carbonés dans les différents organes des plantes pour assurer la croissance. Lorsque des plantes sont en compétition pour cette ressource, ces différents processus sont susceptibles d'être modifiés. On peut notamment observer des modifications de la hauteur des plantes, de la densité des feuilles ou encore des diminutions de teneur en chlorophylle (Zimdahl, 2004; Garnier and Navas, 2013 pour revues). Mais chaque espèce a des besoins différents en termes d'intensité lumineuse et de temps d'exposition, elles peuvent donc avoir des effets et des réponses contrastés sur les niveaux de ressource disponible dans le milieu.

b) La compétition pour les ressources du sol

En dessous de la surface du sol se trouvent un grand nombre de ressources utiles à la croissance des plantes. On y trouve des macro et micro nutriments (comme l'azote et le phosphore) et la ressource hydrique. Ces ressources ne sont pas présentes de manière homogène dans le sol et ne sont pas toutes accessibles de la même façon. Contrairement à la lumière les plantes ont un avantage compétitif proportionnel à leur occupation du sol par les racines : on dit que la compétition pour les ressources du sol est « symétrique » par rapport à la taille des plantes. L'acquisition et l'utilisation des ressources du sol reposent sur quatre principaux processus : la demande de la plante, le transport des ressources dans la plante, l'exploration du sol dans l'espace et l'exploration du sol dans le temps. Ces processus dépendent essentiellement de la structure du système racinaire des plantes, et de leurs aptitudes à croître en profondeur, en largeur et à prélever la ressource. La demande de la plante est dépendante de la biomasse aérienne produite et l'acquisition d'eau par les racines va dépendre de la surface foliaire déployée et de l'évapotranspiration provoquée par ces feuilles (Blum, 2011). Les ressources du sol peuvent varier en quantité, en disponibilité et elles ne sont pas localisées de la même façon dans un profil de sol (Dunbabin *et al.*, 2013). Les éléments peu mobiles tels que le phosphore vont plutôt rester en surface alors que la

ressource hydrique va s'infiltrer dans les couches de sol plus profondes. Il existe aussi des plantes ayant des aptitudes particulières à prélever une ressource donnée telles que les légumineuses capables de fixer l'azote de l'air par symbiose avec des bactéries. Lorsque les plantes sont en compétition pour les ressources du sol, les différents processus liés à l'acquisition et l'utilisation des ressources sont susceptibles d'être modifiés. On peut notamment observer des modifications morphologiques des systèmes racinaires qui vont avoir tendance à se déployer dans des zones de sol différentes.

Ainsi, la compétition met en jeu de nombreux processus qu'il est difficile de caractériser pour un grand nombre de plantes. Or cette étape est nécessaire pour choisir les PdS sur des caractéristiques liées à leur compétitivité si l'objectif est la régulation des adventices.

3. L'écologie fonctionnelle et les traits fonctionnels

Le concept de traits fonctionnels résulte du constat qu'une classification taxonomique ne fournit des informations que très limitées du point de vue fonctionnel. Ainsi ont émergé les principes de guildes (un groupe d'espèces présentant des patterns similaires d'exploitation de ressources) puis de groupe fonctionnel qui permettent de regrouper des espèces selon des aspects fonctionnels : leur effet sur l'écosystème et leur réponse à l'environnement. Parmi les intérêts d'une telle approche, on peut noter qu'elle permet de décrire le fonctionnement d'une plante suivant un faible nombre de valeurs de traits (attributs) et de limiter les caractérisations aux espèces représentatives de chaque groupe fonctionnel. Les traits fonctionnels sont utilisés en écologie comparative depuis plus de 50 ans. Violle *et al.* (2007) par une analyse de la littérature a montré que la notion de « trait » pouvait avoir plusieurs sens. La définition que nous adoptons dans notre étude est celle proposée par son équipe : *un trait fonctionnel se définit comme toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique, mesurable à l'échelle de l'individu, sans référence à l'environnement, et intervenant dans la valeur adaptative, ou fitness, de l'espèce.*

Chaque espèce peut être caractérisée par une combinaison d'attributs de traits, appelée un syndrome de traits. Sur la base de syndromes de traits similaires on peut chercher à identifier des types fonctionnels de plantes, aux stratégies de fonctionnement contrastées. C'est en écologie des populations que MacArthur and Wilson (1963) ont proposé les premières

stratégies démographiques *r* et *K* distinguant les plantes dites « en équilibre stationnaire » avec des durée de vie longue (stratégie *K*) des plantes colonisatrices ou opportunistes avec des cycles de vie court (stratégie *r*). Puis Grime (1977) a introduit le modèle CSR basé sur un compromis entre trois grandes stratégies de réponse à un stress : *C* pour les espèces compétitrices qui maximisent la capture des ressources, *S* pour les espèces tolérantes au stress et qui maximisent la conservation des ressources et *R* pour les espèces rudérales qui assurent leur reproduction. Ce modèle peut être aujourd'hui utilisé avec des traits fonctionnels comme l'a montré Pierce *et al.* (2013). En 1996 Goldberg (1996) met en évidence le compromis entre une stratégie d'acquisition et une stratégie de conservation des ressources. Plus récemment Westoby (1998) a proposé de décrire les stratégies des plantes selon 3 axes (modèle LHS) décrivant leur capacité à utiliser les ressources, à être compétitive et à se disséminer par la production de graines. Cette description est basée sur trois traits fonctionnels : hauteur à la maturité, surface foliaire spécifique (ratio entre la surface projetée du limbe d'une feuille et sa masse sèche), poids de la graine. Cette approche ne permet pas de représenter de manière exhaustive tous les aspects de fonctionnements des plantes, en particulier le fonctionnement racinaire. Aujourd'hui c'est autour des traits relatifs au fonctionnement souterrain que les nouveaux challenges d'identification de stratégies se développent (Garnier and Navas, 2012). Ainsi lors de la dernière décennie les écologues ont identifiés des stratégies de gestion de ressources des plantes à travers le monde au niveau aérien et au niveau souterrain. En 2004 Wright *et al.* (2004) ont établi un Leaf Economic Spectrum (LES) qui traduit au niveau des traits des feuilles un grand compromis entre l'acquisition importante de ressources associée à une utilisation rapide des nutriments et une durée de vie courte des feuilles et la conservation des nutriments dans les tissus associée à un métabolisme lent d'acquisition et de production de nutriment et une durée de vie des feuilles longues. Au niveau souterrain, plusieurs études (Roumet *et al.*, 2006; Fort *et al.*, 2014; Prieto *et al.*, 2015) ont fait le parallèle avec le fonctionnement racinaire et les compromis d'acquisition et d'utilisation des ressources pour définir un Root Economic Spectrum (RES).

Traits d'effet et traits de réponse

Un trait fonctionnel est un indicateur d'un ou plusieurs processus écophysiologiques à l'échelle de la plante. En particulier, des traits d'effet, qui traduisent l'impact de la plante sur l'écosystème, et des traits de réponse, qui traduisent l'impact de filtres environnementaux sur la plante ont été définis pour décrire l'effet de l'environnement sur l'écosystème via les

couverts végétaux. (Lavorel and Garnier, 2002). En écologie les filtres environnementaux correspondent aux facteurs du milieu qui vont restreindre ou « filtrer » le nombre d'espèces présentes dans le milieu selon leurs caractéristiques ou « traits ». On trouve parmi les filtres environnementaux les conditions pédologiques, la disponibilité en ressources ou encore le climat. L'identification des filtres qui régissent l'assemblage des espèces permet de mieux comprendre comment se structurent les communautés végétales.

Ce cadre effet/réponse a pu être appliqué à l'étude de la compétition entre plantes. Dans ce cas, un trait d'effet de la compétition est un trait traduisant l'impact de la plante sur la disponibilité des ressources et un trait de réponse de la compétition est un trait qui traduit l'impact de la disponibilité en ressource sur le fonctionnement de la plante (Fig. 7). Les plantes interagissent entre elles et entrent en compétition via la disponibilité d'une ressource présente en quantité insuffisante pour satisfaire la demande de l'ensemble des plantes en compétition.

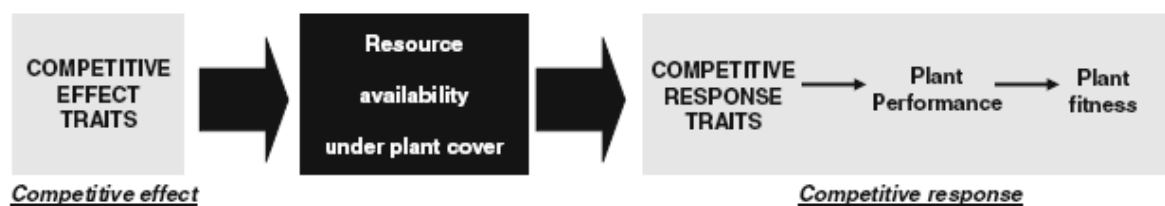


Fig. 7 : Cadre d'étude de la compétition par les traits d'effets et les traits de réponse. (Violle *et al.*, 2009)

Les approches par traits fonctionnels, développées en écologie comparative, peuvent être mobilisées de façon originale en agronomie pour caractériser de manière simplifiée le comportement d'un grand nombre de plantes indépendamment de leur classification taxonomique. En effet, les traits fonctionnels se définissent comme des caractéristiques individuelles des plantes, représentatives de leur fonctionnement, permettant de les comparer en termes de rôle fonctionnel dans l'écosystème et de réponse à l'environnement (Navas and Violle, 2009; Violle *et al.*, 2009). Ils peuvent être considérés comme des indicateurs des processus écophysologiques. Comparée à une approche fondée sur une caractérisation fine des différents processus impliqués dans le fonctionnement des plantes qui peut être longue et fastidieuse, cette approche simplifiée du fonctionnement par traits fonctionnels semble mieux adaptée au criblage d'un grand nombre d'espèces comme cela peut être le cas lors du choix d'une plante de service. En effet la mesure d'un traits fonctionnel peut rendre compte d'un ou de plusieurs processus alors que les études en écophysiologie caractérisent un processus par plusieurs traits.

4. De l'agronomie à l'agro-écologie

Les systèmes bananiers aux Antilles présentent une flore adventice très riche. Face à cette grande diversité, le choix des plantes de service à introduire dans les SdC innovants est difficile. La possibilité de caractériser un grand nombre d'espèces par l'approche par traits fonctionnel peut potentiellement répondre à cette question : comment choisir les plantes de service à intégrer dans un agroécosystème ?

On cherche à caractériser simplement ces plantes de services pour leurs différents effets sur l'agroécosystème. L'approche « trait fonctionnel » nous a semblé intéressante pour décrire le comportement de PdS car elle permet de caractériser de manière simplifiée un grand nombre d'espèces vis-à-vis de leur effet sur l'écosystème et de leur réponse aux facteurs environnementaux. Cette approche développée en écologie sur des milieux naturels s'est élargie très rapidement aux milieux semi-naturels (prairie) et est aujourd'hui envisagée pour la description d'espèces cultivées. Ansquer *et al.* (2004) et Duru *et al.* (2007) ont montré que l'approche par traits fonctionnels était adaptée pour former des groupes fonctionnels liés à la réponse des plantes aux pratiques agricoles (la fauche). De la même façon Fried *et al.* (2012) et Gunton *et al.* (2011) ont appliqué cette méthode pour comprendre la réponse des communautés d'adventices aux pratiques, ils ont par exemple montré que l'intensité du travail du sol filtrait les espèces adventices selon leur hauteur et le poids des graines. Et Tribouillois *et al.* (2015) ont appliqué cette méthode pour choisir des mélanges d'espèces destinées à être introduites comme cultures intermédiaires en interculture et à remplir des services agro-écosystémiques liés à la gestion de l'azote.

Dans une optique de conception de SdC cette approche peut permettre le choix de PdS adaptées à différentes utilisations (de Bello *et al.*, 2010; Damour *et al.*, 2014b; Damour *et al.*, in press) grâce à un choix multi-critère reposant sur un choix multi-trait. Tixier *et al.* (2011) ont montré que les traits fonctionnels pouvaient alimenter un modèle mécaniste pour choisir une PdS à introduire dans le système bananier. Damour *et al.* (2014b) ont déterminé pour les différents services attendus en bananeraie des traits fonctionnels associés et les ont mesurés pour un panel d'espèces. A partir des valeurs de traits, des notes attestant de la capacité des espèces à fournir un service ont été attribuées. Chaque espèce peut alors être décrite selon son « profil fonctionnel », permettant de visualiser son aptitude à rendre un certain nombre de services agro-écosystémiques.

Il est assez récent de voir un rapprochement entre les sciences de l'agronomie et de l'écologie végétale et c'est dans cette dynamique que nous avons choisi de profiter des synergies entre

ces disciplines et de tester l'intérêt d'utiliser des concepts issus de l'écologie pour répondre à une question d'ordre agronomique. Ces deux disciplines ont des objets d'étude en commun, notamment les espèces végétales. Elles sont étudiées en écologie selon leur écosystème, leur agencement en communauté et leur succession alors qu'en agronomie elles sont étudiées selon leur système de culture, leur productivité ou leur nuisibilité. L'intérêt d'utiliser une approche de l'écologie pour répondre à une question agronomique réside dans le fait que l'on étudie en agronomie le fonctionnement d'agro-écosystèmes de plus en plus complexes (de plus en plus d'espèces dans l'espace et dans le temps), et que les outils d'étude d'écosystèmes (naturellement complexes) en écologie sont adaptés à cette complexité.

Appliquer une approche d'écologie dans un contexte agronomique nécessite de prendre en compte les spécificités de l'agro-écosystème. L'agro-écosystème est un milieu très perturbé de par la quantité et la diversité des pratiques appliquées. Dans un SdC bananier, qui dure 5 à 6 ans soit 5 à 6 cycles, plus d'une dizaine de pratiques différentes sont effectuées lors d'un cycle. Ces pratiques peuvent modifier l'effet d'une plante sur l'agro-écosystème. La réalité de la parcelle agronomique est donc à prendre en compte pour raisonner le choix des PdS, et les choix de restrictions de l'étude (choix des plantes, des traits, des ressources étudiés) seront fait en en tenant compte.

5. Objectifs & Hypothèses

Ce travail de thèse a pour objectif d'enrichir les connaissances sur les relations de compétition entre espèces de l'agroécosystème bananier (bananier, plante de services et adventices) afin de mieux comprendre les effets de l'introduction d'une ou des plantes de services dans ces systèmes de culture. Nous souhaitons ainsi répondre à la question de recherche : Comment choisir une PdS pour un service de régulation d'adventices dans le système bananier ?

Nous nous intéressons au service agro-écosystémique de régulation biologique des adventices et au dis-service de compétition avec le bananier qui peuvent résulter de la compétition entre plantes pour des ressources telles que la lumière, l'eau et les minéraux. Nous faisons l'hypothèse que **la compétition entre espèces repose principalement sur leur aptitude respective à acquérir et utiliser une ressource partagée et limitante**. Une plante peut exercer une compétition sur une autre via différentes modalités que l'on appellera stratégies de compétition. Nous faisons alors l'hypothèse qu'**une stratégie de compétition se définit par un ensemble de valeurs de traits fonctionnels liés à l'acquisition et l'utilisation des ressources du milieu**.

Il est donc important de connaître les effets des plantes sur les niveaux de ressources dans l'agroécosystème via :

- les capacités compétitives des plantes à croître en hauteur et en envergure et capter la lumière
- les capacités compétitives des plantes à croître en profondeur et en largeur et capter les ressources du sol

Nos deux premiers objectifs sont **1) de caractériser une gamme d'espèces tropicales potentiellement utilisables en systèmes bananiers selon des traits fonctionnels liés à l'acquisition et l'utilisation des ressources aériennes et souterraines et 2) d'identifier des stratégies de compétition sur la base des combinaisons de valeur de traits obtenus pour chaque espèce** en répondant aux questions suivantes :

- Peut-on caractériser la stratégie de compétition des plantes indépendamment de leur taxonomie via leurs traits fonctionnels ?
- Peut-on établir des liens entre les traits et /ou les stratégies de compétition pour la lumière et les traits et /ou les stratégies de compétition pour les ressources du sol ?

Notre 3^e objectif est **d'étudier les interactions entre espèces tropicales des systèmes bananiers dans une optique de régulation des adventices par des PdS** en répondant aux questions suivantes :

- Est-ce que l'effet compétitif d'une espèce (PdS) sur une autre espèce (adventice) varie en fonction de leur stratégie respective ?
- Est-ce que la réponse d'une espèce (adventice) à la compétition générée par une autre espèce (PdS) varie en fonction de leur stratégie respective ?
- Pour chaque stratégie, quels sont les traits de la plante cible (adventice) les plus impliqués dans la réponse aux plantes voisines (PdS)?
- Pour chaque stratégie, quels sont les traits de la plante voisine (PdS) les plus impliqués dans l'effet sur la plante cible (adventice)?

Pour remplir cet objectif nous faisons l'hypothèse que connaître les stratégies de compétitions et les relations entre stratégies pourrait permettre de prévoir l'issue de la compétition.

Cette étude étant exploratoire vis-à-vis des traits fonctionnels liés à la compétition nous ne caractériserons pas les processus de compétition par allélopathie et d'acquisition de ressources du sol via les microorganismes du sol (par exemple les mycorhizes : association entre racines et champignons).

Lors de ce travail nous avons initialement envisagé de caractériser les effets des espèces sur les niveaux de ressources dans l'agroécosystème (objectif 1) mais aussi les réponses des espèces à une variation des niveaux de ressources dans l'agroécosystème sur les plantes pour pouvoir établir des stratégies comprenant l'effet et la réponse des plantes. La caractérisation des espèces selon leurs traits de réponse à des stress lumineux et azotés a été envisagée en chambre climatique afin de maîtriser au mieux les différents niveaux de ressources mais l'expérimentation la permettant a échoué par deux fois pour des raisons techniques. Nous avons décidé de poursuivre le travail sans ces informations, car le plus important pour nous était de caractériser l'effet des PdS.

6. Méthodes

a. Choix des espèces

Le choix des espèces s'est naturellement porté sur celles présentes et étudiées dans les agro-écosystèmes bananiers des Antilles. Pour les bananiers, une seule espèce *Musa acuminata* dont un cultivar en particulier la Cavendish est cultivé et exporté dans le monde entier. Nous avons choisi d'en étudier un deuxième, le cultivar Cirad925 qui est un hybride créé par le Cirad en Guadeloupe pour être résistant à une maladie nouvellement arrivée aux Antilles, la cercosporiose noire ou black Sigatoka due au champignon *Mycosphaerella Fijiensis*. Cette maladie provoque notamment un murissement précoce qui ne permet plus d'avoir des fruits de qualité suffisante pour l'exportation.

Nous avons choisis les espèces de PdS au sein de la collection de PdS étudiée au Cirad de Guadeloupe. Nous souhaitons voir représentées les différentes formes de croissance rencontrées et les avons choisies pour couvrir une gamme de port, de durée de cycles de vie, de hauteurs et de modes de fixations symbiotiques (légumineuse/non légumineuse) contrastés. Ainsi nos travaux ont porté sur les espèces suivantes qui combinent entre eux ces différents critères (Table 1 et Fig. 8):

Hauteur	Petit <0,5m			Moyen 0,5m-1,5m			Grand 1,5m-3m	Très Grand >3m
Port Cycle de vie Légumineuse	érigé	rampant	volubile	érigé	semi-érigé- rampant	volubile	érigé	érigé
annuelle				<i>Mucuna pruriens</i> var. <i>deeringiana</i> (MD)		<i>Centrosema pascuorum</i> (CP)		
annuelle cycle court	<i>Tagetes Patula</i> (TP)	<i>Vigna unguiculata</i> var. David (N)		<i>Crotalaria spectabilis</i> (CS)	<i>Bidens pilosa</i> (BP)			<i>Musa spp.</i> 'Cirad925' (B925) <i>Musa spp.</i> 'Cavendish' (Bcav)
pérenne		<i>Arachis pintoï</i> (AP) <i>Paspalum notatum</i> (PN)	<i>Neonotonia wightii</i> (NW) <i>Momordica charantia</i> 'Paroka' (P)	<i>Stylosanthes guianensis</i> (SG)	<i>Brachiaria decumbens</i> (BD) <i>Brachiaria ruziziensis</i> (BR)	<i>Dolichos lablab</i> (DL) <i>Pueraria phaseolides</i> (PP)	<i>Cajanus cajan</i> 'Guadeloupe' (CCG) <i>Crotalaria zanzibarica</i> (CZ)	<i>Gliricidia sepium</i> (GS) <i>Ricinus communis</i> (RC)

Table 1 : Liste des espèces de l'agroécosystème étudiées en tant que bananiers, plantes de services potentielle ou adventices, classées selon leur hauteur, leur port, leur durée de cycle de vie et leur capacité à fixer l'azote de l'air.



Fig. 8 : Photographies des différentes espèces du panel étudiées à la fin de leur cycle végétatif ou après 6 mois de croissance sauf pour CS (photographie à 2 mois)

Nous avons choisi deux espèces adventices parmi les espèces présentes dans ou autour (donc susceptibles d'y entrer) des parcelles de bananiers. Nous souhaitons pour ces espèces adventices considérer des critères de croissance équivalents à ceux considérés pour les PdS. Cependant notre choix s'est principalement porté sur des espèces dont on pouvait recueillir des graines pour mener à bien les expérimentations. Nous avons alors étudié *Bidens pilosa* et *Momordica charantia* (Table 1).

b. Choix des traits

Les traits fonctionnels, liés aux aptitudes d'acquisition et d'utilisation des ressources, mesurés sur les plantes ont été choisi sur une base bibliographique et faisabilité de mesure. Les traits et leurs fonctions associées liées à la compétition pour la lumière et les ressources du sol sont présentés dans la Fig. 9. La bibliographie sera développée dans les chapitres de thèse.

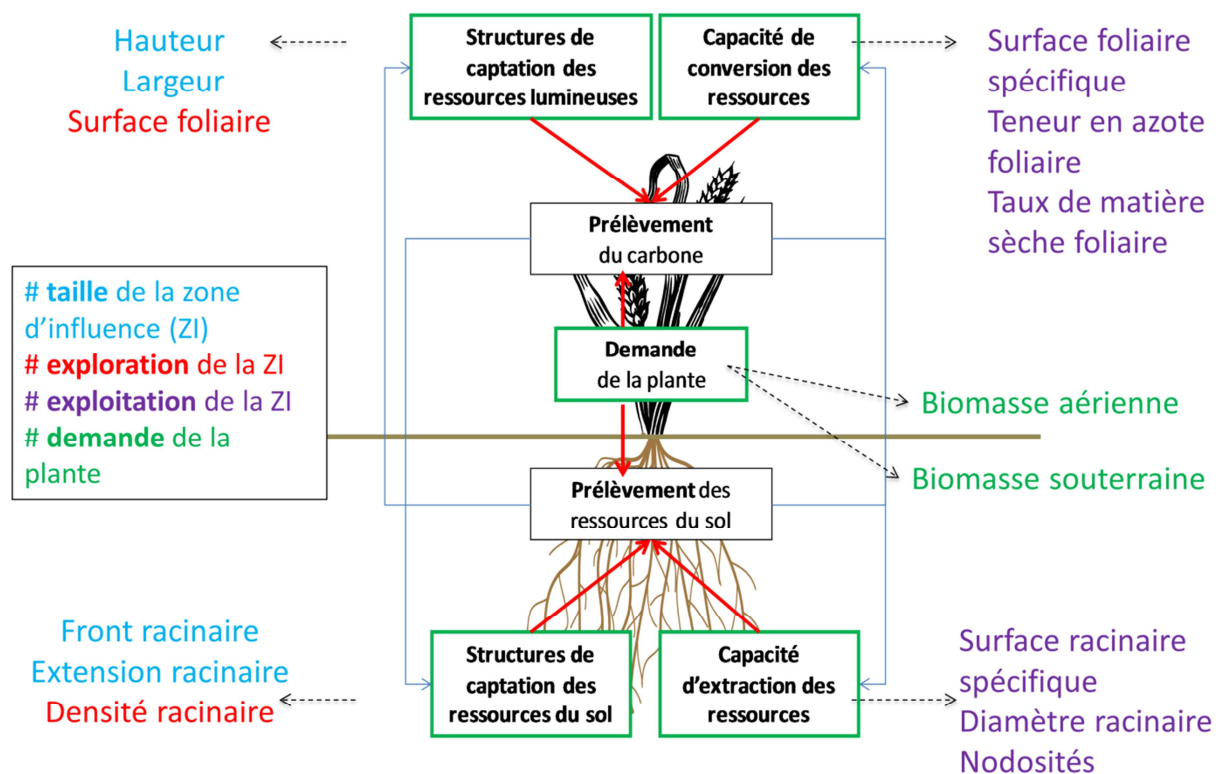


Fig 9 : Schéma des fonctions et des traits liés à l'acquisition et l'utilisation de la lumière et des ressources du sol.

c. Conditions de croissances

Nous avons choisi de caractériser les espèces du panel en conditions de champ en parcelles expérimentales. Les conditions environnementales de croissance sont ainsi proches de la réalité agronomique. La 1^{ère} expérimentation s'est déroulée en plantes isolées en conditions non limitantes pendant environ 6 mois (Fig. 10 et 11). Plus de détails seront donnés dans les chapitres de thèse I et II.

Puis nous avons choisi d'étudier les interactions entre espèces en fonction de leurs stratégies de compétition lors d'une 2^e expérimentation en conditions de champs en placettes expérimentales. Pour cette expérimentation nous avons fait germer les graines en pépinière (Fig. 12) puis nous avons repiqué les plantules au champ (Fig. 13). Plus de détails seront donnés dans le chapitre III.



Fig. 10 : Photographie des plantes isolées protégées par des grillages sur la parcelle au début de la 1^{ère} expérimentation 30/04/2013.



Fig. 11 : Photographie des plantes isolées sur la parcelle à la fin de la 1^{ère} expérimentation 24/09/2013.



Fig. 12 : Photographie de la phase de germination en pépinière des espèces qui seront utilisées pour la 2^e expérimentation



Fig. 13 : Photographie d'une placette de la 2^e expérimentation mettant en compétition l'adventice *B. pilosa* et la PdS *B. ruziziensis*.

7. Démarche et agencement des chapitres de la thèse

L'introduction de plantes de service dans un agro-écosystème est un levier intéressant pour les agriculteurs pour diminuer l'apport d'intrants chimiques dans leurs cultures. Ce levier repose sur le fait de faire bénéficier aux cultures, et donc à l'agriculteur, des interactions biologiques entre les plantes. Pour la régulation des adventices il est attendu de la plante de service introduite qu'elle régule l'adventice par des interactions de compétition. Dans un agroécosystème bananier, l'introduction de plante de service pour réguler la pression adventice nécessite de comprendre les relations de compétition entre plantes, que ce soit des adventices, des plantes de services ou des bananiers. Comprendre ces interactions permettrait d'aider à choisir les plantes de services les plus efficaces pour la régulation des adventices et ayant le minimum d'effets négatifs sur la production des bananiers, mais aussi d'aider à associer ces plantes de services entre elles pour concevoir des couverts optimisant les services attendus à la parcelle. Les relations de compétition peuvent être abordées sous deux angles complémentaires, l'étude de l'impact d'une plante sur la quantité de ressources disponibles dans le milieu et l'étude de la réponse d'une plante à une diminution de ressources. Cela permet de prendre en compte l'effet d'une plante sur la plante voisine et sa réponse à la plante voisine via une diminution de la quantité de ressources. Avec une approche par traits fonctionnels, cela revient à étudier d'une part les traits d'effet d'une plante et d'autre part ses traits de réponses.

L'étude des relations de compétition entre plantes a été envisagée en deux étapes : une première étape de caractérisation des espèces selon leurs traits fonctionnels impliqués dans les relations de compétition, en plantes isolées et sans limitation des ressources, pour définir une stratégie de compétition potentielle, que l'on appellera par la suite pour plus de simplicité « stratégie de compétition ». Puis une seconde étape d'analyse de la compétition lorsque les espèces sont cultivées en interactions. Lors de la première phase de caractérisation nous avons décidé de regrouper les espèces par stratégies de compétition selon leur syndrome de trait (= ensemble de valeurs de traits) ce qui permet de dépasser le concept d'espèces. Les stratégies correspondent aux aptitudes d'un groupe d'espèces à l'acquisition et l'utilisation d'une ressource. L'analyse de la compétition a concerné les interactions entre stratégies de compétition. Nous faisons l'hypothèse que connaître les stratégies de compétition des plantes et les relations de compétition entre stratégies pourrait aider à prévoir l'issue de la

compétition entre deux espèces et donc à raisonner le choix des plantes de services pour réguler des adventices en fonction de leurs stratégies de compétition respectives.

Ce travail de thèse présente dans les chapitres I et II la caractérisation des espèces selon leurs valeurs de traits liés à l'acquisition et l'utilisation des ressources aériennes et souterraines ainsi que les stratégies de compétition auxquelles nous les avons associées. Le chapitre I se focalise sur la compétition pour la lumière et les stratégies associées tandis que le chapitre II traite de la compétition pour les ressources du sol et des stratégies associées. Ce deuxième chapitre traite également des liens entre stratégies aériennes et souterraines. Le chapitre III étudie les relations de compétitions entre stratégies en se plaçant dans le cas de la compétition entre une adventice et une PdS, selon deux densités de plantation. Dans ce 3^{ème} chapitre, la démarche choisie est présentée en détails pour en souligner l'originalité, cependant, en raison de problèmes de mise en place expérimentale au champ, seuls des résultats partiels sont présentés.

Le chapitre IV de ce manuscrit est une discussion générale sur les résultats des expérimentations présentées dans les chapitres précédents, sur leur portée agronomique et sur les perspectives que l'on peut envisager à la suite de ce travail.

Les chapitres I et II sont présentés sous forme d'articles en anglais, un accepté dans la revue European Journal of Agronomy et l'autre soumis à la revue Plant&Soil, avec une introduction et une conclusion de chapitre en français. Le chapitre III est présenté sous forme d'article en français.

CHAPITRES DE THESE

CHAPITRE I

Stratégies aériennes de compétition pour la lumière

Chapitre I : Stratégies aériennes de compétition pour la lumière

INTRODUCTION du Chapitre I

Ce premier chapitre a pour objectif de caractériser les stratégies de compétition pour la ressource lumière selon des traits d'acquisition et d'utilisation de la lumière d'un panel d'espèces, présentes ou potentiellement présentes dans les agrosystèmes bananiers aux Antilles. Il s'agit de quantifier les traits fonctionnels d'effet des différentes espèces, c'est-à-dire les traits qui caractérisent les structures et aussi les fonctions qui vont permettre aux plantes de capter la lumière et d'utiliser la ressource carbonée produite par photosynthèse et donc impacter la ressource lumineuse disponible dans l'agroécosystème. Nous faisons les hypothèses que les valeurs de traits fonctionnels vont nous permettre de définir pour chaque espèce un syndrome de traits, d'identifier leurs aptitudes à la compétition pour la lumière et d'en déduire des stratégies de compétition pour la lumière permettant de grouper les espèces selon leurs aptitudes. De plus l'étude par les traits fonctionnels nous permet de replacer nos espèces sur un continuum de stratégies écologiques allant d'une stratégie d'acquisition à une stratégie de conservation des ressources identifié sur des espèces en milieux naturels à travers le monde.

Nous avons choisi de caractériser le potentiel de croissance des plantes sans qu'elles subissent de compétition, en plantes isolées et en ressources non limitantes car nous faisons l'hypothèse que cela nous permettra d'évaluer leur stratégie de compétition. Nous nous sommes mis en situation la plus proche du système bananier, en termes de conditions pédoclimatiques, et avons mené une expérimentation au champ pendant six mois pour étudier à la fois des espèces annuelles et des espèces pérennes. Dans ce chapitre nous présentons les résultats de l'étude sur la partie aérienne des plantes pour caractériser les aptitudes d'acquisition de la lumière et d'utilisation de la ressource qui en découle.

Titre de l'article : **Trait-based characterisation of cover plants' light competition strategies for weed control in banana cropping systems in the French West Indies**

Florence Tardy, Delphine Moreau, Marc Dorel and Gaëlle Damour

European Journal of Agronomy, in press

Abstract: Cover plants can be used as an ecological tool to manage weeds through competition for shared resources. Assessing the abilities of a large number of different plant species to compete for light remains difficult. Our aim was to characterise the light competition strategies of a range of species on the basis of a small number of traits related to both acquisition of light and interference abilities, to help farmers choose the most suitable cover plant species for banana cropping systems. Using a trait-based approach, we identified and measured the most representative plant morphological and functional traits to characterize the light acquisition strategies of 21 plant species including banana, cover plants, and weed species. We identified trade-offs between plant traits and light acquisition strategies. We identified light competition strategies by taking into account the aboveground interference abilities of plants as defined by their growth habit. There was a wide range of variations between species for all the traits. Two main trade-offs were identified: resource acquisition vs. conservation and carbohydrates investment in height vs. leaf area. Five traits selected in a multivariate analysis explained 80% of the variability of light acquisition strategies in our panel of species. These were related to plant morphology (height and plant crown width), light conversion efficiency (specific leaf area), carbohydrate allocation (aboveground leaf area ratio), and carbohydrates demand (aboveground biomass). The growth habit and the light acquisition strategies were related. The characterisation of plant species using functional traits enabled us to hypothesise three light acquisition strategies shaped by interference abilities in four light competing strategies. We propose a new method to characterise and distinguish species through their ability to acquire light and to interfere aboveground with their neighbours.

Key words: Light competition; Functional traits; Weed regulation; Cover plant; Comparative ecology; Strategy

Abbreviations: BMa, aboveground dry biomass; CW, crown width; FDR, false discovery rate; H, height; LARa, aboveground leaf area ratio; LDMC, leaf dry matter content; LMFa, aboveground leaf mass fraction; LSA, leaf soil area ratio; PCA, principal component analysis; SLA, specific leaf area

I.1 INTRODUCTION

Given the need to reduce chemical inputs, cover plants are being increasingly used in innovative cropping systems to favour biological regulation and to deliver agro-ecosystem services, including pest, weed, and erosion control (Altieri, 1999; Lu *et al.*, 2000; Koohafkan *et al.*, 2012). The choice of the best cover plant species to deliver these services and of the best spatial and temporal combinations of plants with the main crop determine the performances of the system (Vandermeer, 1989; Malezieux *et al.*, 2009). For farmers, this choice is often complicated because no criteria and no formalised framework are available to help them choose among many species of cover plants based on their abilities.

In the French West Indies, banana is still mostly cultivated as intensive monoculture, using large amounts of chemical inputs, among which herbicides represent the largest proportion of the active ingredients (Bourgouin, 2013). In these systems, the use of cover plants to control weeds could help reduce herbicide inputs during two stages of the sequence of banana cropping systems: fallow and the following banana cycles (Damour *et al.*, submitted). We assume that in these systems and in both stages, the biological regulation of weeds by cover plants mostly relies on competition, especially for light, as the other resources are seldom limiting for plant growth (high fertilisation rates, high rainfall). Competition for light can be defined as the acquisition of a shared resource (see Zimdahl (2004) for a review of plant competition). The ability of a plant species to compete for light can be assessed by its light acquisition strategy, which may be affected by special abilities of aboveground interference (e.g. overgrowth ability, shading), by enhancing access to light for the plant itself and/or by reducing access to light by its neighbours. The interference abilities may be related to the growth habit of plants (e.g. twining plants).

Light is an essential resource for plant growth, as it is the driving force of photosynthesis, which produces the carbohydrates necessary for growth, development, and maintenance. Light acquisition relies on four processes: (i) interception of light by the plant

leaf surface, (ii) conversion of light into energy which is used to synthesise carbohydrates, (iii) carbohydrates demand, and (iv), allocation of carbohydrates to the different plant organs for their growth, maintenance, and activity. Neighbouring plants can affect the quantity and quality of light received by a given plant (Taiz and Zeiger, 2006), and directly or indirectly affect the four processes described above. Each species may have different abilities with respect to each of those four processes.

Assessing the efficiency of the processes of light interception, light conversion, and carbohydrate demand and use may require extensive physiological studies. Studies to identify the most suitable plants to control weeds by light competition cannot be undertaken easily for a large range of cover plants. In this context, new tools and methods are needed to characterise the light competition abilities of a range of potential cover plant species in a tractable way.

Trait-based approaches, which originated in the field of comparative functional ecology, have a high potential. They are based on the use of functional traits, i.e. morpho-physio-phenological features, which are measurable at the plant level, and which have an impact on plant performances (Violle *et al.*, 2007). Traits can be considered as indicators of plant-driven processes (e.g. aboveground biomass for carbohydrates demand) and make it possible to compare wide ranges of species based on their potential ability to participate in these processes.

In ecology, a combination of traits defines a strategy, and strategies confer different relative advantages (Fortunel *et al.*, 2009). Wright *et al.* (2004) developed the “leaf economic spectrum” which is associated with combinations of traits related to leaf functions (e.g. photosynthesis efficiency, carbohydrate production, nitrogen consumption) allowing plant species to be ranked based on their strategies for the acquisition and conservation of resources. They proposed to use specific leaf area (SLA) and leaf dry matter content (LDMC) traits which, when they have high values, are representative of acquisition and conservation strategies (Garnier *et al.*, 2004). LDMC provides information on leaf tissue density, which is related to nutrient conservation in the plant, and SLA is positively correlated with the net photosynthetic rate and relative growth rate (Violle *et al.*, 2007). Combinations of traits defined to characterise these strategies and their correlations are reviewed in (Garnier and Navas, 2013). Knowing where species are placed on this continuum of resource use can provide information on the strategies of the plant species concerned. To go further in the characterisation of competitive processes, one can also describe plant species with traits

related to each of the light acquisition processes. The light acquisition strategies of species can then be characterised by identifying the combination of traits reflecting the abilities of plant species to compete for light.

Although trait-based approaches have been extensively used in natural ecosystems for decades, applications of these approaches to systems such as managed grasslands (Ansquer *et al.*, 2004; Maire *et al.*, 2009; Duru *et al.*, 2014) and agrosystems (Wilke and Snapp, 2008; Fried *et al.*, 2012; Damour *et al.*, 2014a; Gaba *et al.*, 2014), are still rare, although currently increasing (Garnier and Navas, 2012). In banana cropping systems, a few recent studies have been conducted to enable farmers to choose cover plant species based on their traits (Tixier *et al.*, 2011; Damour *et al.*, 2014a; Damour *et al.*, in press).

Following these works, we undertook deeper investigations into the trait-based characterisation of the abilities cover plant species to compete for light with the goal of introducing them in innovative banana cropping systems. Our aim was to characterise the light competition strategies of a range of species on the basis of a small number of traits related to both acquisition of light and their aboveground interference abilities. To do so, we asked the following questions:

- (i) What are the light acquisition strategies of our panel of plant species?
- (ii) What are their aboveground interference abilities and are they related to light acquisition strategies?
- (iii) What are the light competition strategies of our plant species?
- (iv) How could they be used to facilitate the choice of the best cover plant species?

To answer these questions, we conducted a six-month field experiment on 21 species (two banana cultivars, 17 cover plant species and two weed species) cultivated individually without limited resources –assuming this enables to assess their growth potential in the field and then competition potential-, and measured a set of functional traits linked to competition for light.

I.2 MATERIALS AND METHODS

I.2.1 Plant species and experimental conditions

The field experiment was conducted to characterise two dessert banana cultivars, 17 cover plant species, and two weed species (Table 1). The two banana cultivars were the cultivar '902' (Musa AAA, Cavendish subgroup, Bcav), which is currently used for produce bananas for export all over the world, and the hybrid cultivar 'Cirad925' (Musa AAA, a new synthetic hybrid from CIRAD, B925), which shows improved resistance to *Mycosphaerella fijiensis*. The two weed species were chosen because of their ubiquitous presence in banana cropping systems in the French West Indies and the problems they cause worldwide. Cover plant species were chosen among a collection of tropical cover plant species studied by CIRAD in the French West Indies.

The experiment was conducted at the CIRAD experimental station of Neufchâteau in Guadeloupe (French West Indies, 16°04'48''N, 61°35'53''W, 263 m asl.), for a period of six months (24 Apr.- 6 Nov. 2013), in a 0.4 ha field previously used as fallow and destroyed with herbicides and spading before the experiment. Four plants per species, corresponding to four repetitions, were sown manually in separate 16 m² plots distributed randomly within 6 blocs in the field. The soil was an andosol. Mean total solar radiation was 462 +/- 40 MJ.m².month⁻¹. Plants were grown under a rainfed regime. Cumulated precipitation was 2,829 mm. The mean temperature was 25.6 °C during the experiment and temperatures ranged from 22.8 °C to 29.7 °C. Fifty grams of urea (46% N) fertilizer was applied at the base of each plant at the beginning of the experiment to ensure non-limiting plant nitrogen nutrition. Weeds around the plants were regularly removed by hand to ensure non-limiting conditions of plant growth and to assess their growth and development potential. Depending on the length of species life cycle, traits were measured at mid-flowering, i.e. when half the twigs had flowered, or after six months, i.e. at the end of the experiment, for species with longer cycles.

Table 1

Species studied (authorities according to *The Plant List* (2013). Version 1.1. Published on the Internet; <http://www.theplantlist.org/>) and its qualitative growth habit (according to expert knowledge).

Species	Abbreviation	Family	Growth habit
<i>Arachis pintoii</i> Krapov. & W.C.Greg.	AP	Fabaceae	Creeping
<i>Musa</i> spp., AAA group, 'Cirad925'	B925	Musaceae	Erect
<i>Musa</i> spp., AAA group, Cavendish subgroup, '902'	Bcav	Musaceae	Erect
<i>Brachiaria decumbens</i> Stapf	BD	Poaceae	Semi-Erect-Creeping
<i>Bidens pilosa</i> L.	BP	Asteraceae	Semi-Erect-Creeping
<i>Brachiaria ruziziensis</i> Germ. & C.M.Evrard	BR	Poaceae	Semi-Erect-Creeping
<i>Cajanus cajan</i> 'Guadeloupe' (L.) Millsp	CCG	Fabaceae	Erect
<i>Centrosema pascuorum</i> Benth.	CP	Fabaceae	Twining
<i>Crotalaria spectabilis</i> Roth	CS	Fabaceae	Erect
<i>Crotalaria zanzibarica</i> Benth.	CZ	Fabaceae	Erect
<i>Dolichos lablab</i> L.	DL	Fabaceae	Twining
<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Walp.	GS	Fabaceae	Erect
<i>Mucuna deeringiana</i> (Bort) Merr.	MD	Fabaceae	Erect
<i>Vigna unguiculata</i> 'David' (L.) Walp.	N	Fabaceae	Creeping
<i>Neonotonia wightii</i> (Wight & Arn.) J.A.Lackey	NW	Fabaceae	Twining
<i>Momordica charantia</i> L.	P	Cucurbitaceae	Twining
<i>Paspalum notatum</i> Flügge	PN	Poaceae	Creeping
<i>Pueraria phaseoloides</i> (Roxb.) Benth.	PP	Fabaceae	Twining
<i>Ricinus communis</i> L.	RC	Euphorbiaceae	Erect
<i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw.	SG	Fabaceae	Erect
<i>Tagetes patula</i> L.	TP	Asteraceae	Erect

1.2.2 Selection of plant traits related to aboveground competition for light: light acquisition and aboveground interference abilities

The methodological framework we used to characterise the light acquisition strategies of plant species was based on three steps: first, the selection of traits described in the literature, trait measurements, and a second selection of traits based on statistical analyses. We proceeded based on the assumption that the four processes related to light acquisition (light interception, light conversion, carbohydrates demand, carbohydrate allocation) can be assessed by different traits (Table 2). Light interception was assessed by the volume of interception and the occupation of the volume. The volume of interception was defined as the volume occupied by the plant described by plant height (H) and plant crown width (CW) (Westoby, 1998; Navas and Moreau-Richard, 2005). The occupation of the volume was assessed with the leaf soil area ratio (LSA), which was defined as the total plant leaf area divided by the soil surface the plant covers, assessed by the projected area of the plant onto the soil. Light conversion efficiency was assessed by the specific leaf area (SLA) (Poorter and Evans, 1998; Reich *et al.*, 1998) and the leaf dry matter content (LDMC), which are two traits respectively positively and negatively correlated with the mass-based maximum leaf photosynthetic rate (Garnier and Navas, 2013). Furthermore, SLA and LDMC are indicators of the trade-off between strategies for the acquisition and conservation of resources defined by the leaf economic spectrum of Wright *et al.* (2004) and the plant economic spectrum of Freschet *et al.* (2010) (see also Wilson *et al.*, 1999; Garnier and Navas, 2012). Plant carbohydrates demand was assessed by aboveground dry biomass (B_{Ma}) (Aarssen and Keogh, 2002; de Vida *et al.*, 2006). Carbohydrate allocation was assessed by leaf mass fraction (LMF_a), total leaf biomass/aboveground biomass, and leaf area ratio (LAR_a), total leaf area/aboveground biomass (Poorter *et al.*, 2012).

The aboveground interference abilities, an indication of the aggressiveness of the plants, were assessed according to expert knowledge with four categories of growth habit: twining species, hereafter referred to as “lianas”, able to climb on other plants; creeping species with adventitious roots on twigs, able to pin down neighbouring plants to the ground, and preferentially growing horizontally; semi-erect-creeping species with adventitious roots on twigs, able to pin down neighbouring plants to the ground and growing both vertically and horizontally, and erect species preferentially growing vertically, able to shade their neighbours.

Table 2

Traits related to light acquisition abilities measured and calculated on plants.

Trait	Abbreviation	Unit	Mean	Min	Max
Aboveground dry biomass	BM _a	kg	3.787	0.006	16.320
Specific leaf area	SLA	m ² .kg ⁻¹	24.4	12.3	42.5
Leaf dry matter content	LDMC	g.kg ⁻¹	216	124	386
Height	H	m	1.19	0.09	4.45
Crown width	CW	m	3.43	0.25	10.17
Aboveground leaf mass fraction	LMF _a	kg.kg ⁻¹	0.35	0.14	0.71
Aboveground leaf area ratio	LAR _a	m ² .kg ⁻¹	8,1	2.6	16.7
Leaf soil area ratio	LSA	m ² .m ⁻²	1.79	0.10	4.88

I.2.3 Plant trait measurements

At one sampling date per species, vegetative height and plant crown width were measured with a tape measure. A first sample of leaves was harvested precociously at the top of each plant, according to standardized protocols for the measurement of SLA (Perez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Just after harvest, the leaves were placed in a plastic bag containing wet paper and stored in a cooler for less than 15 min. Then, after removing the petioles, the leaf blades were weighed (fresh biomass), scanned at 200 dots per inch with a scanner (Epson expression 10000XL Pro) and weighed again 48 h later after oven drying at 70 °C (dry biomass). Leaf area was measured with WinRHIZO Pro 2009a software (Regent Instruments, Quebec, Canada). LDMC was calculated by dividing fresh leaf biomass by dry leaf biomass. The SLA was calculated by dividing leaf area by dry leaf biomass.

The rest of the aboveground organs of the plants were separated into two components: leaf blades and petioles/stems. Each component was weighed separately after 48 h at 70 °C (dry biomasses). Total leaf dry biomass was calculated by summing the dry leaf biomass of the sample used for the determination of SLA and the rest of the dry leaf biomass. BM_a was calculated by summing the dry biomass of each component: stems, leaf blades, and petioles. LMF_a was calculated by dividing the leaf dry biomass by the BM_a. The plant total leaf area

was calculated by multiplying the total dry leaf biomass by the SLA. The LARa was obtained by dividing the total leaf area by BMa (Table 2).

I.2.4 Statistical analysis

All statistical analyses were performed using R 3.1.1 software ($\alpha = 0.05$) (Team, 2014). Fligner tests were conducted to assess the homogeneity of variance of trait values within a species. Mean trait differences between species were assessed with a nonparametric Kruskal-Wallis test, using the “kruskal” function in the package “agricolae” (de Mendiburu, 2014) in R software with false discovery rate (FDR) correction. The Kruskal-Wallis test was chosen because the data were non-parametric, due to the small number of replicates. Correlations between traits were assessed using Spearman’s rank order. Principal component analyses (PCA) were performed to select a few traits among those measured, which explain the majority of variability between species on the two first axes and to represent the distribution of the 21 species (four replicates per species except for two species with only three replicates, $n=82$). Traits were selected when their contribution was at least 20%. Groups of species were sought on the PCA representation. Differences between the mean of projection of coordinates of each group on the PCA-axis were tested with the Kruskal-Wallis multiple pairwise comparison test in the agricolae package.

I.3 RESULTS

I.3.1 Characterisation of light acquisition traits and their correlations

Our panel of plant species displayed marked variations in the values of all the functional traits (Table 2). Mean trait values and standard deviations are available for each species see Appendix. For instance, the liana weed species P had the biggest LARa which was four times as big as that of the banana cultivars. The two banana cultivars had low SLA and LDMC, whereas the two weed species had high SLA and low LDMC, revealing the particularly good resource acquisition abilities of the weeds compared to banana.

We then analysed the correlations between the traits we measured to search for synergies or trade-offs between some of them.

High BMa was more related to a high plant CW ($\rho=0.84$, $p<0.001$) than to a high H ($\rho=0.45$, $p<0.001$) (Table 3). H and CW were not correlated in the whole panel of species (Table 3) but

positively correlated with different relationships, depending on the erect, semi-erect-creeping and twining growth habit ($P<0.001$ and $r^2=0.59$ for erect species, $P<0.001$ and $r^2=0.99$ for semi-erect-creeping growth habit species, and $P=0.01$ and $r^2=0.37$ for twining species, Fig. 1. A). No correlation was found between H and CW in the creeping growth habit species ($P=0.88$).

Table 3

Correlations between traits related with light acquisition abilities. The lower left section presents the Spearman's ranked correlation coefficient ($n=82$), with significant correlations ($p\text{-value}<0.05$) in bold. The upper right section presents the p -value associated with the correlations.

	BM _a	LDMC	SLA	H	CW	LMF _a	LAR _a	LSA
BM _a		0.067	0.948	<0.001	<0.001	<0.001	0.025	<0.001
LDMC	0.20		<0.001	0.167	0.678	<0.001	<0.001	0.062
SLA	-0.01	-0.50		<0.001	0.019	0.011	<0.001	0.315
H	0.45	0.15	-0.47		0.156	<0.001	<0.001	<0.001
CW	0.84	-0.05	0.26	0.16		0.019	0.884	0.086
LMF _a	-0.43	-0.38	0.28	-0.48	-0.26		<0.001	0.439
LAR _a	-0.24	-0.44	0.68	-0.55	0.02	0.78		0.911
LSA	0.56	0.20	-0.11	0.40	0.19	-0.09	-0.01	

As shown in Fig. 1B and in Table 3, SLA and LDMC were negatively correlated ($\rho=-0.5$, $P<0.001$). The cover plant species included the whole range of SLA and LDMC values. Species such as *D. lablab*, had a high SLA and a low LDMC, while others, such as *S. guianensis*, had a low SLA and a high LDMC. Species with an erect growth habit had higher LDMC and lower SLA than the species with other growth habits.

A negative correlation was found between LAR_a and H ($-\rho=0.55$, $P<0.001$, Table 3, Fig. 1C) and, as in the case of the relationships between SLA and LDMC, the species were grouped according to their growth habit: erect species were in the upper part of the relationship and had a higher H and a lower LAR_a than the other species. The banana cultivars had a high H and a low LAR_a whereas the weed species had the opposite.

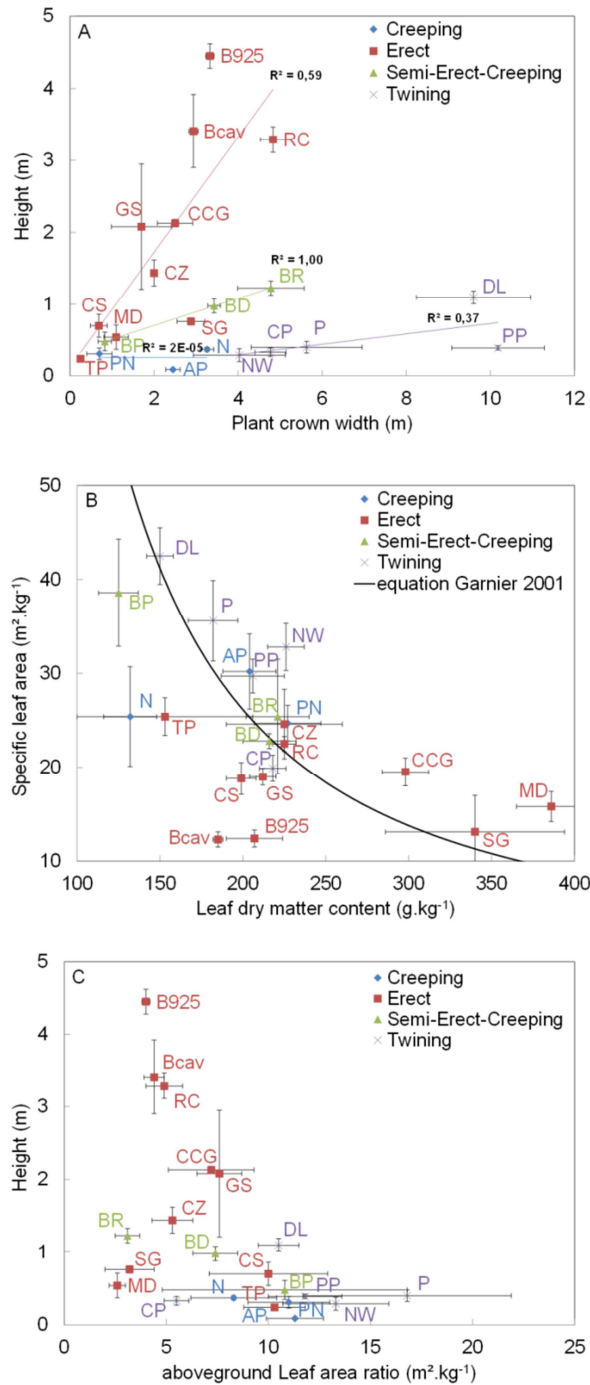


Fig. 1. Relationships between height and plant crown width (A), specific leaf area and leaf dry matter content (B) and height and aboveground leaf area ratio (C) of the 21 species studied. In A, regression lines and associated coefficient of correlations are represented for each growth habit. In B, the bold line represents the correlation established by Garnier *et al.* (2001) between SLA and LDMC in wild species. Each species is represented by its mean and its vertical and horizontal standard deviation.

I.3.2 Traits explaining the majority of the variability between species

PCA analysis with two axes explained most of the variability between our 21 species; contained five traits and explained 80% of total variability (Fig. 2.). Axis 1 explained 46% of variability, while axis 2 explained 34%. SLA and LARa contributed significantly (32% and 21% respectively) to axis 1, BMa and H contributed significantly (35% and 22% respectively) to axis 2, and plant CW contributed to both axes (22% to axis 1 and 21% to axis 2, Fig. 2A).

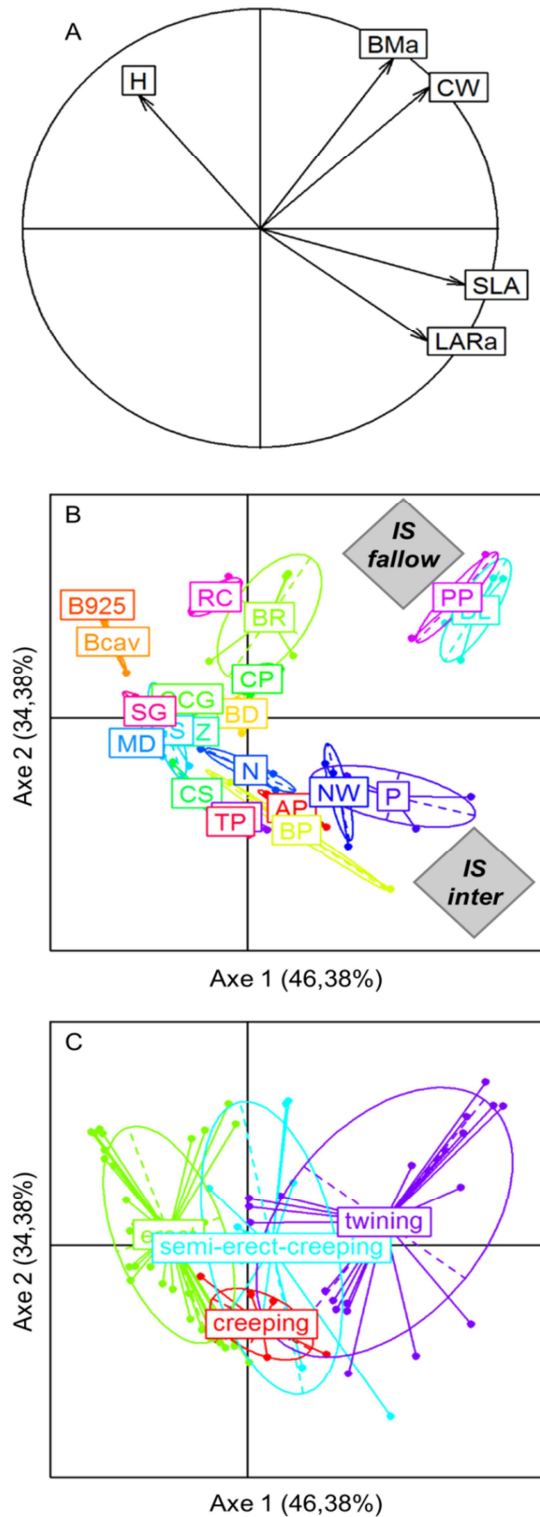


Fig. 2. Principal component analysis performed on five traits (H= height, BM_a =aboveground biomass, CW=plant crown width, SLA=specific leaf area, LAR_a= aboveground leaf area ratio) and 21 species. .A) Correlation circle between traits; B) Species representation on the first two axes; C) Growth habit representation. IS fallow = a priori ideal strategy for fallow, IS inter = a priori ideal strategy for intercropping, see Table 1 for species names.

I.3.3 Light acquisition strategies of cover plant species

Projections of individuals on the two-dimensional PCA space showed that species were well separated from each other, indicating lower intraspecific than interspecific variability (Fig. 2B, each ellipse corresponds to one species). Functional groups of cover plant species with similar trait values could not be visually distinguished (Fig. 2B). Rather, the species were located along a continuum between H and SLA and along a gradient of BMa. The trade-off H vs. LARa can be clearly seen in Fig. 2B, while the trade-off SLA vs. LDMC was represented with the extreme acquisitive strategy marker i.e. SLA. The cover plant species were on a continuum from tall species with a high BMa, such as *R. communis*, to shorter species favouring resource investment in leaf area (high LARa) with highly efficient photosynthesis (high SLA), such as *A. pintoï* (Fig. 2B). The two banana cultivars were located close to one another and were separate from the cover plant and weed species, with a high H, a medium BMa and a low SLA. They were positioned at the end of the cover plant species continuum with tall plants. At the opposite end, the two weeds species *B.pilosa* and *M.charantia* combined a high SLA and a high LARa. The two liana cover plant species, *D.lablab* and *P.phaseolides*, were isolated from the other species with high BMa, high CW and high SLA.

I.3.4 Links between light acquisition strategies and aboveground interference abilities

To investigate possible links between light acquisition strategies and interference abilities, we analysed the projection of individuals' growth habit on the PCA axes. The ellipses representing growth habit in Fig. 2C showed that the twining species had higher SLA and LARa values than semi-erect-creeping and creeping species, which, in turn, had higher SLA and LARa values than erect species. The means of projection of the coordinates of growth habits on axis 1 differed significantly ($p < 0.001$). Semi-erect-creeping and creeping species showed similar SLA and LARa values but semi-erect-creeping species had a bigger BMa.

I.4 DISCUSSION

Competition for light by plants involves complex physiological processes which are difficult to measure and no method is available to easily and rapidly compare and choose cover plant species according to their light competition strategies. Our study identified the light acquisition strategies of 21 tropical species with five functional traits along with their interference abilities. Combining these two levels of information enabled us to define light competition strategies.

I.4.1 Species position on ecological trade-offs

Few studies have measured traits on plant species used in tropical agrosystems, e.g. (Damour *et al.*, 2014). Compared to the range of trait values measured in wild species worldwide in the TRY database (Kattge *et al.*, 2011), the range of specific leaf area (SLA) values observed in our study is in the upper range in the TRY database, the observed range of leaf dry matter content (LDMC) covers the whole range in TRY, and the range of height (H) is in the lower range in TRY. The differences observed in H and in SLA ranges are probably due to the composition of our panel of species which does not include tall woody trees. Indeed tall woody species were not considered because they could be higher than banana and then compete for light. Moreover they are known to have lower SLA and lower growth rate than weeds and grass (Osone *et al.*, 2008; Kattge *et al.*, 2011). For each trait, our panel of species displayed classical values: none of our tropical species stood out in the range covered by the ecological TRY database.

Among the ecological trade-offs revealed by studies on wild species, two were of a particular interest to compare the light acquisition strategies of our plant species. The first, based on LDMC and SLA, revealed, at the leaf level, strategies of conservation and acquisition of resources respectively (Wright *et al.*, 2004). In our panel, the high SLA of the two weed species underlined their capacity to acquire resources, efficient photosynthesis and rapid growth, which is consistent with the rapid invasive status of most damaging weeds. Fig. 1B compares the distribution of our tropical cultivated species in the trade-off between SLA and LDMC considering the equation established by (Garnier *et al.*, 2001) for wild species, which negatively relates SLA and LDMC. The two banana cultivars (B925, Bcav) and two cover plant species (*V.unguiculata* N, *T.patula* TP) stood out from Garnier's curve: for a given LDMC, they had on average a lower SLA than wild species. These species have undergone

strong selection to optimize their fruit (banana for *Musa* spp. and cowpea for *V. unguiculata*) or flower production (*T. patula*). Our results suggest that this agronomic selection may have modified the trade-offs observed in wild species and could have led to a loss of their resource acquisition potential, since cash crops are usually cultivated in non-limiting growth conditions (i.e., they are weeded, irrigated and fertilized).

At the level of the individual plant, the second trade-off opposed the investment of carbohydrates in a support structure for height (i.e. the trunk) vs. in photosynthetic structure (i.e. leaf area) (Hirose and Werger, 1995). Falster and Westoby (2003) stated that “selection towards greater height depends on how much benefit is to be obtained, as well as on the costs or feasibility of achieving it”, i.e. the balance between investing in stems to grow in height and in leaves to increase photosynthesis. This trade-off is part of the “competitive game” between height and crown shape (Iwasa *et al.*, 1985). According to Selaya *et al.* (2007) and Falster and Westoby (2005), a negative correlation was identified between H and LARa in our panel of species.

I.4.2 Light acquisition strategies of cover plants

We assumed that the trade-offs and ecological strategies described above can help identify good competitors for light. At the leaf level, a good competitor would maximise leaf area instead of tissue density to optimise light acquisition rather than conserving resources. At the plant level, a good competitor could either maximise height to intercept light above neighbouring plants or maximise leaf area production per unit of biomass to ensure a large area of acquisition of light and quickly cover the soil. We also assumed that these trade-offs are not sufficient for a comprehensive assessment of the light acquisition strategies of the plant, particularly because they do not describe the volume of interception of the plant and carbohydrates demand.

The principal component analysis (PCA) we performed provided a good description of the differences in potential light competitive effect among plant species, with five traits among the eight calculated. These five traits described the light interception structure (H, CW), the efficiency of light conversion (SLA), the carbohydrates demand (BMa) and carbohydrates allocation within the plant (LARa). The three other traits we calculated (LDMC, LMFa, LSA) did not sufficiently distinguish our species compared to these five traits. We thus hypothesise that LDMC was not needed to distinguish the species studied here because it was highly correlated with SLA, which distinguished species well. The LMFa turned out to be less useful

than LARa to describe resource allocation. LSA is a good trait to differentiate light acquisition abilities between erect species, because it is a proxy of the leaf area index used for tree canopies (Anten, 2005), but, as our species panel was a mix of growth habits, LSA was not sufficiently selective.

The five traits selected in the PCA revealed three extreme strategies of light acquisition, which are located at the extremities of the continuum of plants strategies we identified by measuring traits. The first strategy consists in maximising the production of leaf area per unit of biomass at the leaf level (SLA) or at the plant level (LARa). Plants with this strategy maximise the occupation of their volume of interception of light with light acquisition organs. *A. pintoï* and the weed *B. pilosa* are examples of this strategy. A second strategy consists in investing resources in a support structure (trunk or stem) to grow in height or in width and then to maximise their volume of interception. *M. acuminata* and *R. communis* are examples of this strategy. The last strategy consists in maximising both leaf area and crown width, i.e. maximising their volume of interception and its occupation. *D. lablab* and *P. phaseoloides* are examples of this strategy. In our study, only lianas used the third strategy, suggesting that light acquisition strategies and interference abilities may, in some cases, overlap.

I.4.3 Do aboveground interference abilities overlap with light acquisition strategies?

The projection of the growth habits on the PCA, from erect species to twining species, is consistent with the hypothesis of a trade-off between vertical growth by production of structures to support the aboveground parts of the plant and the horizontal expansion of leaf area for light interception to cover the largest area (Selaya *et al.*, 2007). We also showed that erect and twining species were at each end of the continuum of conservative and acquisitive resources strategies, in accordance with Zhu and Cao (2010). Our results are finally also in agreement with the “climbing plant syndrome”, defined by Wyka *et al.* (2013), who showed that lianas have, among other traits, high values of SLA, LMFa, LARa and relative growth rate. As a consequence, the growth habit overlaps some of the ecological strategies revealed by trait trade-offs. However, the growth habit, like the trade-offs, is not sufficient to obtain a comprehensive assessment of the plant’s potential to compete based on light acquisition.

I.4.4 Light competition strategies

The association of growth habit, an indicator of interference abilities, with the PCA representation of light acquisition strategies enabled us to identify extreme light competition strategies.

Plants which invest carbohydrates in a support structure to grow in height (trunk) are in our case only erect plant species. These species have a “shading” competition strategy, with no physical action on neighbours. Their ability to develop support structures in height allows them to be in the top layers of the canopy, and therefore to increase access to light and to shade neighbouring plants.

Plants which invest carbohydrates both in support structures to grow in width (stems) and in light acquisition structure (leaves) are twining species which produce large quantities of biomass. They grow rapidly with efficient acquisition of resources. Their ability to climb on their neighbours enables them to grow at top of the canopy where most of the light is available, without producing any support structure in height. They affect supporting plants both mechanically, by making them carry their weight (Wyka *et al.*, 2013), and physiologically, by reducing their access to light and associated photosynthesis. These plants have a “strong smothering” competition strategy.

Plants which invest in leaf area production with rapid growth can be either creeping and semi-erect-creeping species or twining species. When they are creeping and semi-erect-creeping species, they are able to grow horizontally, to invest biomass in leaf area expansion, and to re-root in the soil by developing adventitious roots on their twigs. They have an “obstruction” competition strategy conferred by their ability to cover the soil and to avoid the germination and the emergence of weeds. When they are twining species, they have the ability to smother weeds, as described above, but in this case they are less aggressive. They have a “weak smothering” competition strategy.

As high biomass production can increase the effect of competition (den Hollander *et al.*, 2007; Tobin *et al.*, 2012), we assumed that for each competition strategy, we would find more or less good competitors, *B. ruziziensis* vs *A. pintoï* for obstruction, *R. communis* vs *T. patula* for shading, *D. lablab* vs *N. wightii* for strong smothering, *C. pascuorum* vs *M. charantia* for weak smothering.

I.4.5 Using this characterisation to choose cover plants for banana cropping systems

Characterising the light competition strategies of cover plant species can be used to identify candidate species which could control weeds by competing for light in banana cropping systems. However, competitive abilities against weeds are not the only constraint to take into account. The best cover plant to control weeds in banana cropping systems also need to (i) be shade tolerant and not to compete with banana for resources when used during the banana production cycles, (ii) to survive full exposure to light and avoid restriction on its competitiveness for resource acquisition when used in fallows. Although we did not study the reproduction stage of our plant species, the quantity of seed produced and their germination power are part of their competitive ability to survive in the environment. Other services, like nematode regulation and restauration of the soil physical and chemical fertility, are also expected during these two stages (Damour *et al.*, 2014a).

Cover plants can be used to control weeds during two stages of the sequence of banana cropping systems: fallow and the following banana cycles. By focusing on light competition between cover plants and weeds and between cover plants and banana, we can propose hypotheses on the ideal strategies expected for these two stages. Concerning fallow occurring before banana plantation, cover plants species are required which occupy a large area to control weeds but with no limitation in height because there are no banana plants to damage. We assumed that plants with a high demand can have a stronger competitive impact on weeds (den Hollander *et al.*, 2007; Tobin *et al.*, 2012) and that we can maximise it without endangering banana. Plants should thus have high BMa, a large CW and H, and a high SLA, whereas the LARa is less important at this stage (IS fallow in Fig. 2B). We can assume that species with high biomass production and a smothering and obstruction strategy maximising leaf and crown width growth would be well adapted to control weeds at this stage provided that they are able to survive full light. In our panel, the cover plants species closest to this description are *D. lablab* and *P. phaseolides*, which were very similar in width extension and high biomass production, and the third closest was *B. ruziziensis* with high biomass production only. Banana producers are currently testing *B. ruziziensis* in fallows, but, according to the results of our characterisation, using *D. lablab* or *P. phaseolides* could be a good solution.

During banana production cycles, an increase in width instead of height is preferred to minimise competition for light with banana, low demand and maximisation of the leaf area per unit of mass are expected, respectively, to minimise competition with banana for soil resources and to increase the acquisition area and the plant shade power. In term of traits, this implies a high SLA, a high CW and a low H, a low BMa and a high LARa (IS inter, fig2B). We hypothesise that species with light biomass production with a smothering and obstruction strategy maximising leaf area would be suitable to control weeds at this stage provided that they are shade tolerant. In the panel of covert plant species tested in our study, the species closest to this description were *N. wightii* and *A. pintoï*, suggesting they could be the most effective plant species to compete with weeds for light without negatively affecting the growth of banana. In banana cropping systems, lianas have the disadvantage to climb on and damage banana plants and require additional technical management operations by producers. Despite of this, the liana *N. wightii* is currently tested as cover plant species by producers because this leguminous species has the major advantage to have a root niche different than that of banana (unpublished data) making it particularly adapted to banana intercropping by minimizing the soil resources competition. The creeping species *A. pintoï* is also currently tested in association by banana producers.

I.5 CONCLUSION

This paper describes a new framework that was used to characterise the light competition strategies of 21 species including one main crop species and potential cover plant and weed species for banana cropping systems. The use of five functional traits made it possible to distinguish light acquisition abilities and to hypothesize on light competitive strategies by taking into account the plant's interference abilities. Associated with other strategies suited to the constraints of the fallow and the banana production cycles of the banana cropping system, this characterisation of species' light competition strategies will help choose the best cover plant species. This framework is a promising basis to develop a tool to choose cover plants according to their competitive abilities. It remains to be validated in competitive experiments, in which the efficiency of each light competition strategy is compared. What is more, biological weed control is possible in another way than competition for light, by competition for nutrients and water for example. An interesting extension would be the study of belowground competition using a similar trait-based approach.

I.6 ACKNOWLEDGEMENTS

This work was supported by the EU Project ‘Agroecologie des systèmes multi-espèces pour le développement d’une agriculture durable en milieu tropical’. F.T. was supported by CIRAD and INRA grants. We thank Charles Meynard, Mylène Ramassamy, Steewy Lakhia, Christina Racel, and Jean-Luc Jean-Louis for their technical support. We are grateful to Daphne Goodfellow for attention to the English language version.

I.7 REFERENCES

- Aarssen, L.W., Keogh, T., 2002. Conundrums of competitive ability in plants: what to measure? *Oikos* 96, 531-542.
- Altieri, M.A., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture Ecosystems & Environment* 74, 19-31.
- Ansquer, P., Theau, J.P., Cruz, P., Viegas, J., Al Haj Khaled, R., Duru, M., 2004. Caractérisation de la diversité fonctionnelle des prairies à flore complexe : vers la construction d’outils de gestion. *Fourrage* 179, 353-368.
- Anten, N.P.R., 2005. Optimal photosynthetic characteristics of individual plants in vegetation stands and implications for species coexistence. *Annals of Botany (London)* 95, 497-508.
- Bourgouin, C., 2013. Consommations de produits phytosanitaires 2012 sur Banane.
- Damour, G., Dorel, M., Quoc, H.T., Meynard, C., Risede, J.M., 2014. A trait-based characterization of cover plants to assess their potential to provide a set of ecological services in banana cropping systems. *European Journal of Agronomy* 52, 218-228.
- Damour, G., Guérin, C., Dorel, M., submitted Leaf area development strategies of cover plants used in banana plantations identified from a set of plant traits. *European Journal of Agronomy*.
- de Mendiburu, F., 2014. agricolae : Statistical Procedures for Agricultural Research.
- de Vida, F.B.P., Laca, E.A., Mackill, D.J., Fernandez, G.M., Fischer, A.J., 2006. Relating rice traits to weed competitiveness and yield: a path analysis. *Weed Science* 54, 1122-1131.
- den Hollander, N.G., Bastiaans, L., Kropff, M.J., 2007. Clover as a cover crop for weed suppression in an intercropping design - I. Characteristics of several clover species. *European Journal of Agronomy* 26, 92-103.

- Duru, M., Cruz, P., Ansquer, P., Navas, M.L., 2014. Standing herbage mass: An integrated indicator of management practices for examining how fertility and defoliation regime shape the functional structure of species-rich grasslands. *Ecol. Indic.* 36, 152-159.
- Falster, D.S., Westoby, M., 2003. Plant height and evolutionary games. *Trends Ecol. Evol.* 18, 337-343.
- Falster, D.S., Westoby, M., 2005. Alternative height strategies among 45 dicot rain forest species from tropical Queensland, Australia. *Journal of Ecology* 93, 521-535.
- Fortunel, C., Violle, C., Roumet, C., Buatois, B., Navas, M.L., Garnier, E., 2009. Allocation strategies and seed traits are hardly affected by nitrogen supply in 18 species differing in successional status. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 11, 267-283.
- Freschet, G.T., Cornelissen, J.H.C., van Logtestijn, R.S.P., Aerts, R., 2010. Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. *Journal of Ecology* 98, 362-373.
- Fried, G., Kazakou, E., Gaba, S., 2012. Trajectories of weed communities explained by traits associated with species' response to management practices. *Agriculture Ecosystems & Environment* 158, 147-155.
- Gaba, S., Fried, G., Kazakou, E., Chauvel, B., Navas, M.L., 2014. Agroecological weed control using a functional approach: a review of cropping systems diversity. *Agronomy for Sustainable Development* 34, 103-119.
- Garnier, E., Cortez, J., Billes, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J.P., 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630-2637.
- Garnier, E., Navas, M.-L., 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 32, 365-399.
- Garnier, E., Navas, M.L., 2013. Diversité fonctionnelle des plantes. De Boeck Supérieur.
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., Laurent, G., 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15, 688-695.
- Hirose, T., Werger, M.J.A., 1995. Canopy Structure and Photon Flux Partitioning Among Species in a Herbaceous Plant Community. *Ecology* 76, 466-474.
- Iwasa, Y., Cohen, D., Leon, J., 1985. Tree Height and Crown Shape, as Results of Competitive Games. *J. Theor. Biol.* 112, 279-297.
- Kattge, J., Diaz, S., Lavorel, S., Prentice, C., Leadley, P., Boenisch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P.B., Wright, I.J., Cornelissen, J.H.C., Violle, C., Harrison, S.P., van Bodegom,

P.M., Reichstein, M., Enquist, B.J., Soudzilovskaia, N.A., Ackerly, D.D., Anand, M., Atkin, O., Bahn, M., Baker, T.R., Baldocchi, D., Bekker, R., Blanco, C.C., Blonder, B., Bond, W.J., Bradstock, R., Bunker, D.E., Casanoves, F., Cavender-Bares, J., Chambers, J.Q., Chapin, F.S., III, Chave, J., Coomes, D., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Dobrin, B.H., Duarte, L., Durka, W., Elser, J., Esser, G., Estiarte, M., Fagan, W.F., Fang, J., Fernandez-Mendez, F., Fidelis, A., Finegan, B., Flores, O., Ford, H., Frank, D., Freschet, G.T., Fyllas, N.M., Gallagher, R.V., Green, W.A., Gutierrez, A.G., Hickler, T., Higgins, S.I., Hodgson, J.G., Jalili, A., Jansen, S., Joly, C.A., Kerkhoff, A.J., Kirkup, D., Kitajima, K., Kleyer, M., Klotz, S., Knops, J.M.H., Kramer, K., Kuehn, I., Kurokawa, H., Laughlin, D., Lee, T.D., Leishman, M., Lens, F., Lenz, T., Lewis, S.L., Lloyd, J., Llusia, J., Louault, F., Ma, S., Mahecha, M.D., Manning, P., Massad, T., Medlyn, B.E., Messier, J., Moles, A.T., Mueller, S.C., Nadrowski, K., Naeem, S., Niinemets, U., Noellert, S., Nueske, A., Ogaya, R., Oleksyn, J., Onipchenko, V.G., Onoda, Y., Ordonez, J., Overbeck, G., Ozinga, W.A., Patino, S., Paula, S., Pausas, J.G., Penuelas, J., Phillips, O.L., Pillar, V., Poorter, H., Poorter, L., Poschlod, P., Prinzing, A., Proulx, R., Rammig, A., Reinsch, S., Reu, B., Sack, L., Salgado-Negre, B., Sardans, J., Shiodera, S., Shipley, B., Siefert, A., Sosinski, E., Soussana, J.F., Swaine, E., Swenson, N., Thompson, K., Thornton, P., Waldram, M., Weiher, E., White, M., White, S., Wright, S.J., Yguel, B., Zaehle, S., Zanne, A.E., Wirth, C., 2011. TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17, 2905-2935.

Koohafkan, P., Altieri, M.A., Gimenez, E.H., 2012. Green Agriculture: foundations for biodiverse, resilient and productive agricultural systems. *Int. J. Agric. Sustain.* 10, 61-75.

Lu, Y.C., Watkins, K.B., Teasdale, J.R., Abdul-Baki, A.A., 2000. Cover crops in sustainable food production. *Food Rev. Int.* 16, 121-157.

Maire, V., Gross, N., Pontes, L.d.S., Picon-Cochard, C., Soussana, J.-F., 2009. Trade-off between root nitrogen acquisition and shoot nitrogen utilization across 13 co-occurring pasture grass species. *Functional Ecology* 23, 668-679.

Malezieux, E., Crozat, Y., Dupraz, C., Laurans, M., Makowski, D., Ozier-Lafontaine, H., Rapidel, B., de Tourdonnet, S., Valantin-Morison, M., 2009. Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 29, 43-62.

Navas, M.L., Moreau-Richard, J., 2005. Can traits predict the competitive response of herbaceous Mediterranean species? *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 27, 107-114.

Osone, Y., Ishida, A., Tateno, M., 2008. Correlation between relative growth rate and specific leaf area requires associations of specific leaf area with nitrogen absorption rate of roots. *New Phytologist* 179, 417-427.

Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quetier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steege, H., van der Heijden, M.G.A., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C., 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61, 167-234.

Poorter, H., Evans, J.R., 1998. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia* 116, 26-37.

Poorter, H., Niklas, K.J., Reich, P.B., Oleksyn, J., Poot, P., Mommer, L., 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist* 193, 30-50.

Reich, P.B., Ellsworth, D.S., Walters, M.B., 1998. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology* 12, 948-958.

Selaya, N.G., Anten, N.P.R., Oomen, R.J., Matthies, M., Werger, M.J.A., 2007. Above-ground biomass investments and light interception of tropical forest trees and lianas early in succession. *Annals of Botany* 99, 141-151.

Taiz, L., Zeiger, E., 2006. *Plant Physiology* Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Team, R.C., 2014. *R : A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Tixier, P., Lavigne, C., Alvarez, S., Gauquier, A., Blanchard, M., Ripoche, A., Achard, R., 2011. Model evaluation of cover crops, application to eleven species for banana cropping systems. *European Journal of Agronomy* 34, 53-61.

Tobin, M.F., Wright, A.J., Mangan, S.A., Schnitzer, S.A., 2012. Lianas have a greater competitive effect than trees of similar biomass on tropical canopy trees. *Ecosphere* 3.

Vandermeer, J.H., 1989. *The Ecology of Intercropping*. Cambridge University Press, Cambridge.

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882-892.

- Westoby, M., 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199, 213-227.
- Wilke, B.J., Snapp, S.S., 2008. Winter cover crops for local ecosystems: linking plant traits and ecosystem function. *J. Sci. Food Agric.* 88, 551-557.
- Wilson, P.J., Thompson, K.E.N., Hodgson, J.G., 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* 143, 155-162.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.L., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., Villar, R., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821-827.
- Wyka, T.P., Oleksyn, J., Karolewski, P., Schnitzer, S.A., 2013. Phenotypic correlates of the lianescent growth form: a review. *Annals of Botany* 112, 1667-1681.
- Zhu, S.D., Cao, K.F., 2010. Contrasting cost-benefit strategy between lianas and trees in a tropical seasonal rain forest in southwestern China. *Oecologia* 163, 591-599.
- Zimdahl, R.L., 2004. *Weed-crop competition : a review*. Blackwell publishing.

I.8 APPENDIX

Appendix : Mean \pm standard deviation of light competition functional traits of the species studied and their growth habit (E: Erect, C: Creeping, S-E-C: Semi-Erect-Creeping, T: Twining).

In each column, different letters indicate significantly different means of species' parameters (n=82, $P < 0.05$, Kruskal-Wallis test and Kruskal-Wallis significant difference post-hoc test).

Species (Abb.)	Above-ground dry biomass (Bma) kg	Specific Leaf Area (SLA) m ² .kg ⁻¹	Above-ground Leaf Area Ratio (LARA) m ² .kg ⁻¹	Height (H) m	Crown width (CW) m	Growth Habit (GH)	Leaf Dry Matter Content (LDMC) g.kg ⁻¹	Above-ground Leaf Mass Fraction (LMFa) kg.kg ⁻¹	Leaf Soil Area ratio (LSA) m ² .m ⁻²
<i>Arachis pintoï</i> (AP)	0,51±0,23ef	30,2±4,0c	11,3±1,4abc	0,09±0,02n	2,45±0,17e	C	204±16efg	0,41±0,02bc	1,2±0,4ghi
<i>Musa spp.</i> ‘Cirad925’ (B925)	3,12±0,25c	12,4±0,9h	4,0±0,2jklm	4,45±0,17a	3,33±0,10c	E	207±17def	0,32±0,02def	1,4±0,1fgh
<i>Musa spp.</i> ‘Cavendish’ (Bcav)	2,54±0,73c	12,3±0,8h	4,4±0,5ijkl	3,41±0,51a	2,94±0,11de	E	185±3ghi	0,36±0,03cde	1,6±0,3efg
<i>Brachiaria decumbens</i> (BD)	4,28±1,59c	22,8±0,8de	7,4±1,1efgh	0,98±0,10fg	3,43±0,15c	S-E-C	216±16cdef	0,32±0,05def	3,3±0,7ab
<i>Bidens pilosa</i> (BP)	0,04±0,02gh	38,6±5,7ab	10,8±6,0cde	0,48±0,13i	0,83±0,16g	S-E-C	125±12j	0,41±0,11bcd	0,8±0,5hij
<i>Brachiaria ruziziensis</i> (BR)	11,73±4,96ab	25,4±6,1d	3,1±0,6lm	1,23±0,10def	4,78±0,79b	S-E-C	221±19cde	0,14±0,03h	1,9±0,3cde
<i>Cajanus cajan</i> ‘Guadeloupe’ (CCG)	3,18±0,55c	19,5±1,5f	7,2±2,1fgh	2,13±0,05bc	2,50±0,42de	E	298±14ab	0,28±0,07fg	4,9±2,3a
<i>Centrosema pascuorum</i> (CP)	7,07±1,12b	19,9±1,4ef	5,5±0,6ghi	0,33±0,06kl	4,77±0,37b	T	218±8cdef	0,36±0,05cde	2,2±0,0abcd
<i>Crotalaria spectabilis</i> (CS)	0,12±0,07g	18,8±1,7fg	10,0±2,9cde	0,70±0,16gh	0,69±0,20gh	E	199±9fgh	0,52±0,16ab	3,0±1,1abc
<i>Crotalaria zanzibarica</i> (CZ)	1,29±0,24d	24,6±3,7d	5,3±1,0ghij	1,44±0,18cde	2,00±0,08f	E	225±35cde	0,20±0,04gh	2,1±0,2bcd
<i>Dolichos lablab</i> (DL)	14,55±3,86a	42,5±3,0a	10,5±1,0bcd	1,10±0,09ef	9,60±1,36a	T	150±8ij	0,28±0,02fg	2,1±0,7cde
<i>Gliricidia sepium</i> (GS)	0,62±0,52ef	19,0±0,9fg	7,6±1,1efg	2,08±0,87cd	1,70±0,71f	E	212±8cdef	0,39±0,07bcd	1,9±0,8def
<i>Mucuna pruriens</i> var. <i>deeringiana</i> (MD)	0,37±0,19f	15,8±1,6gh	2,6±0,4m	0,54±0,17hi	1,10±0,29fg	E	386±21a	0,15±0,03h	1,0±0,4hi
<i>Vigna unguiculata</i> var. <i>David</i> (N)	0,10±0,01g	25,4±5,3d	8,3±2,1def	0,37±0,03jkl	3,26±0,16c	C	132±16ij	0,31±0,05ef	0,1±0,0j
<i>Neonotonia wightii</i> (NW)	1,59±1,00d	32,8±2,5bc	13,3±2,6ab	0,29±0,09lm	4,03±1,09c	T	226±11bc	0,44±0,07bc	1,3±0,6fgh
<i>Momordica charantia</i> (P)	1,35±1,21de	35,6±4,3abc	16,8±5,1a	0,40±0,08ij	5,63±1,32b	T	182±15ghi	0,47±0,11abc	0,8±0,5hij
<i>Paspalum notatum</i> (PN)	0,05±0,04gh	24,7±1,9d	11,0±2,0abcd	0,31±0,08lm	0,70±0,30gh	C	227±20cd	0,71±0,11a	1,2±0,4ghi
<i>Pueraria phaseolides</i> (PP)	16,32±5,03a	29,7±1,8c	11,8±5,1abc	0,39±0,03ijk	10,18±1,10a	T	206±19defg	0,38±0,06bcde	2,5±1,3cde
<i>Ricinus communis</i> (RC)	8,39±1,99ab	22,5±0,8de	4,9±0,9hijk	3,29±0,18ab	4,83±0,30b	E	225±7bc	0,21±0,01gh	2,2±0,5bcd
<i>Stylosanthes guianensis</i> (SG)	1,04±0,36de	13,1±3,9h	3,2±1,2klm	0,76±0,05g	2,88±0,33d	E	340±54a	0,20±0,05gh	0,5±0,2ij
<i>Tagetes Patula</i> (TP)	0,01±0,00h	25,4±2,0d	10,3±1,5bcd	0,24±0,02mn	0,25±0,02h	E	153±53hij	0,47±0,05ab	1,3±0,2ghi

CONCLUSION du Chapitre I

Ce chapitre nous a permis de caractériser les aptitudes d'acquisition et d'utilisation de la ressource lumière de notre panel d'espèces et de faire ressortir quatre stratégies de compétition pour la lumière : une stratégie d'ombrage pour les espèces érigées qui ont un avantage compétitif dû à leur grande hauteur ; une stratégie d'obstruction pour les espèces rampantes et semi-érigées rampantes qui ont un avantage compétitif dû à leur croissance rapide et à leur capacité de ré-enracinement ; et une stratégie d'étouffement pour les espèces volubiles qui ont un avantage compétitif dû à la rapidité de leur croissance, à la forte surface foliaire développée par unité de biomasse et à leur capacité à grimper sur les plantes voisines. Cette dernière stratégie a été divisée en deux sous-groupes distincts, l'un avec des espèces à très forte production de biomasse et l'autre à faible production de biomasse. Nous avons pu identifier les corrélations entre traits qui reflètent les compromis entre espèces observés en écologie :

- Un compromis entre les capacités d'acquisition et de conservation des ressources, mis en évidence par les études en écologie a été identifié dans notre panel par la corrélation négative entre les traits de surface foliaire spécifique et de taux de matière sèche des feuilles.
- Un compromis entre l'investissement de ressource carbonée dans les tiges pour croître en hauteur ou dans la surface foliaire a été repéré par une corrélation négative entre la hauteur et le ratio de surface foliaire produite par unité de biomasse.

Dans le contexte agronomique du système de culture bananier où l'on recherche un compromis entre un service de régulation des adventices et un dis-service de compétition avec le bananier, nous avons identifié la compétition pour la lumière comme le facteur clé à maximiser pour réguler les adventices et la compétition pour les ressources du sol comme le facteur clé à minimiser pour minimiser la compétition avec le bananier. Les plantes de services que nous recherchons doivent donc présenter de bonnes aptitudes à la compétition pour la lumière pour réguler les adventices via une diminution de cette ressource. Néanmoins la connaissance de leur aptitude à la compétition pour les ressources du sol est indispensable pour limiter la compétition vis-à-vis du bananier.

CHAPITRE II

Stratégies souterraines de compétition pour les ressources de sol

Chapitre II : Stratégies souterraines de compétition pour les ressources de sol

INTRODUCTION du Chapitre II

La caractérisation des espèces selon leur aptitude à acquérir et utiliser la lumière dans le chapitre 1 permet d'avoir une vision plus fine de ce panel d'espèces selon les stratégies de compétition pour la lumière. Pour compléter cette description nous allons maintenant caractériser les espèces selon leur aptitude à acquérir les ressources du sol. Ainsi nous pourrions identifier les espèces susceptibles d'entrer le plus faiblement en compétition avec les bananiers et qui peuvent donc minimiser le dis-service potentiel lié à l'introduction de plantes de service dans l'agrosystème pour réguler les adventices.

De la même manière que pour le chapitre I nous voulons étudier le potentiel de croissance des espèces, en plante isolée et sans ressources limitantes, pour évaluer leurs stratégies de compétition, en évaluant les aptitudes d'acquisition et d'utilisation des ressources du sol. Ce chapitre se base sur la même expérimentation que celle présentée au chapitre I, mais les résultats présentés sont ceux de l'étude sur la partie souterraine des plantes pour caractériser des stratégies de compétition de ressources du sol via la mesure de traits fonctionnels.

Titre de l'article : **Functional trait-based characterisation of the competitive ability of banana, weed and cover plant species to exploit soil resources**

Florence Tardy, Gaëlle Damour, Marc Dorel and Delphine Moreau

Plant&Soil, submitted

Abstract :

- **Background and Aims:** Efficient biological weed control is possible in cropping systems if the cover plant species competes strongly with weeds but not with the main crop, in this case banana. Which cover plant species can be used to achieve this goal remains open.
- **Methods:** Using a functional trait-based approach, we characterised the competitive strategies of a range of weed and cover plant species to exploit soil resources in banana cropping systems.
- **Results:** Three main competitive strategies for the acquisition of soil resources were identified in the cover plant species: an “exploration strategy” i.e. prospecting for resources in a large soil zone with roots with a large diameter; an “exploitation strategy” i.e. prospecting in a smaller zone with roots with a highly specific root area and high ability to acquire nitrogen; and an “interception strategy” i.e. prospecting for resources in shallow soil layers with roots with an intermediate specific root area and high mean root impact density.
- **Conclusions:** The approach developed provides a conceptual basis to help choose the cover plant species as a function of the functional traits that reflect the useful characteristics of the species in banana intercropping systems.

Key words: Soil resources; Functional traits; Weed regulation; Cover plant; Comparative ecology; Strategy

II.1 INTRODUCTION

Using cover plants to reduce the use of chemical inputs is an increasingly popular solution in innovative cropping systems. Cover plants can deliver agro-ecosystem services by favouring the biological control of pests and erosion (Altieri, 1999; Lu *et al.*, 2000; Koohafkan *et al.*, 2012). The effectiveness of biological control depends on the cover plant species and on the spatial and temporal combinations of cover plants with the main crop (Vandermeer, 1989; Lu *et al.*, 2000; Malezieux *et al.*, 2009). One main limit to the use of cover plants in agroecosystems is the lack of a decision support framework to help to identify the most suitable cover plant species.

Including cover plant species during fallow or as intercrops with a main crop to biologically control weeds helps reduce reliance on chemical inputs, especially herbicides. Biological weed control by cover plants mostly relies on competition for resources between the plant cover and the weed species; the challenge is to prevent cover plant species from competing with the main crop. In banana agroecosystems in the French West Indies, we hypothesised that the best way to achieve this goal is to choose cover plants which compete strongly with weeds for light but compete as little as possible with banana (the main crop) for soil resources.

Trait-based approaches, which originate from comparative functional ecology, have a high potential for screening appropriate species and are now used to help choose cover plant species (Tribouillois *et al.*, 2015; Damour *et al.*, in press; Tardy *et al.*, in press, 2015). The approaches rely on functional traits, i.e. morphological, physical and phenological features, which can be measured on the individual plant, and have an impact on plant performance (Violle *et al.*, 2007). Traits are proxies for plant-driven processes and can be used to compare a large number of species based on their potential ability to perform the processes. Each plant species can be characterized by a combination of traits which define a strategy. Different strategies among plant species can reflect different competitive abilities (Fortunel *et al.*, 2009). To analyse the strategies of plant species, a “leaf economic spectrum” has been identified worldwide (Wright *et al.*, 2004) using leaf traits, which made it possible to rank plant species with strategies ranging from acquisitive to conservative. Broadly speaking, species with an acquisitive strategy are defined as making rapid use of nutrients, resulting in a high relative growth rate, while species with a conservative strategy are inversely defined as conserving nutrients, resulting in a low relative growth rate. Specific leaf area and leaf dry matter content are associated with acquisitive and conservative strategies, respectively. This

spectrum reflects a trade-off among plant species showing that a plant cannot maximise both growth rate and nutrient retention (Aerts, 1999). Similarly for soil resources, a “root economic spectrum” has been defined with acquisition and conservation strategies at each extremity (Roumet *et al.*, 2006; Mommer *et al.*, 2011; Mommer and Weemstra, 2012; Bardgett *et al.*, 2014; Fort *et al.*, 2014). High specific root area (or specific root length) and small diameters are characteristics of plants with a resource acquisition strategy, while low specific root area and large root diameters are characteristics of plants with a resource conservation strategy. Prieto *et al.* (2015) found evidence for this spectrum in thin and coarse roots. Recent studies searched for a plant economic spectrum which could summarise the leaf and the root economic spectrum, but the links between the two have not yet been clearly established (Fortunel *et al.*, 2012; Mommer and Weemstra, 2012; Reich, 2014).

In a previous study, we analysed competition for light in a range of cover plant and weed species by using functional traits to describe light acquisition and interference abilities (Tardy *et al.*, in press, 2015). Using a small set of relevant functional traits, we identified four contrasted light acquisition strategies among species: strong smothering, weak smothering, shading and obstruction. Based on the results of that work, we hypothesised that, in our panel of plant species, functional traits can describe root characteristics to identify possible trade-offs between the acquisition of soil resources and to identify possible links between competitive strategies for the acquisition of light and of soil resources. We focused on three main resources: water, nitrogen and phosphorus. To our knowledge, such a trait-based characterisation of the competition abilities of a set of cover plant species for the acquisition of soil resources is new. Our results provide a scientific basis to build a decision support framework for the identification of suitable cover plant species to provide weed control service in environmental-friendly agroecosystems.

A plant’s ability to acquire soil resources depends on plant demand and on the characteristics of the structure and functioning of its root system. Four main processes influence soil resource acquisition: plant demand, soil exploration in space, soil exploration in time, and transport of the resources inside the plant. Plant demand, which depends on leaf growth (Blum, 2011), drives nutrient and water uptake mainly via evapotranspiration. The transport of water and dissolved nutrients from the roots to leaves (named “mass flow” by Chapman *et al.* (2012)) depends on plant demand and root characteristics (Imo, 2012). The bigger the root diameter, the greater the flow of water. The quantity of nutrients taken up also depends on their concentration in the soil water. After mass flow, the second main process involved in nutrient acquisition is diffusion (Jungk, 2002; Lynch, 2007). Nutrients differ in their mobility, for

example nitrogen has a high rate of diffusion and is easily solubilised in water, whereas phosphorus has a low diffusion rate and poor bioavailability (Hinsinger, 2001; Jungk, 2002). As a consequence, phosphorus is usually not leached and more phosphorus is present in the top soil layers, while more nitrogen and water are present in deep soil layers (Lynch and Brown, 2001; Ho *et al.*, 2005; Lynch, 2007; Dunbabin *et al.*, 2013 and references therein; Lynch, 2013). Mass flow is the main way for a plant to take up water and nitrogen, but for phosphorus diffusion is more efficient according to Lynch (2007). Spatial and temporal exploration of the soil plays a determining role in a plant's access to mobile and immobile soil resources. Species have different architectural root systems, and different abilities to grow downwards and laterally (Pages *et al.*, 2014), resulting in different capacities for soil exploration. Root density (or root proliferation) associated with diffusion plays a determining role in the acquisition of immobile nutrients such as phosphorus by reducing the distance between the root and the nutrients (Hodge *et al.*, 1999; Lynch and Brown, 2001; Jungk, 2002; Zhu and Lynch, 2004; Chapman *et al.*, 2012). In a situation of competition when plants share a limiting resource, the continuing establishment of the root system over time is essential: plants with a high prospection rate may have a competitive advantage. The density and the distribution of the roots in the different soil layers deserve particular attention as the coexistence of species in intercropping is based on maximum differentiation of “spatial niches” (Ehrmann and Ritz, 2014). In the case of leguminous species, there is an additional way to acquire nitrogen, fixation of atmospheric dinitrogen through symbiosis with rhizobium bacteria.

In this study, we characterised the competitive strategies of a range of species (whose competitive ability for light acquisition we analysed in a previous study), for the acquisition of soil resources based on a small number of traits. We aimed to answer the two following questions:

- (i) What are the soil resource acquisition abilities of our panel of plant species and can we identify groups of strategies?
- (ii) What are the links between competitive light acquisition strategies and the competitive strategies of our plant species for the acquisition of below-ground resources compared to ecological theories?

To answer these questions, we conducted a six-month field experiment on 21 species cultivated individually in non-limiting resources conditions, and measured a set of functional traits linked to competition for soil resources. From the point of view of practical applications,

the objective of this study was to develop a method to choose cover plants to maximize competition with weeds and to minimize their impact on banana.

II.2 MATERIALS AND METHODS

II.2.1 Plant species and experimental conditions

A field experiment was conducted to characterise the above-ground and below-ground compartments (structure and function) involved in resource acquisition of two dessert banana cultivars, 17 cover plant species, and two weed species commonly found in banana cropping systems (Appendix). Of the two banana cultivars characterized, Cavendish (Bcav) is the most widely used cultivar in banana plantations around the world today. Cultivar 925 (B925) is a new cultivar created by Cirad which could replace Cavendish in few years because of its resistance to black Sigatoka (*Mycosphaerella Fijiensis*), a major disease of banana in the French West Indies. The experiment was conducted at the CIRAD Neufchâteau experimental station in Guadeloupe (French West Indies, 16°04'48''N, 61°35'53''W, 263 m asl.) from the 24th of April to the 6th of November 2013 in a 0.4 ha field previously under fallow in which the vegetation was destroyed with herbicides and spading before the beginning of the experiment. Four plants per species, corresponding to four repetitions, were sown manually in separate 16-m² plots distributed randomly in the field. Weeds growing around the plants were regularly removed by hand to ensure non-limiting plant growth conditions and to assess the growth potential of species. Depending on the length of the life cycle of the species concerned, traits were measured at mid-flowering, i.e. when half the twigs had started to flower, or, in species with longer cycles, after six months, i.e. at the end of the experiment. More details concerning the plants species and experimental conditions are given in Tardy *et al.* (in press, 2015).

II.2.2 Selection of plant traits related to belowground competition for water and nutrients

We assumed that the four processes linked to the acquisition of soil resources (plant demand, soil exploration in space, soil exploration over time, water and nutrient uptake) can be assessed in a small number of traits. The traits are listed in Table 1 together with the main functions with which they are associated to (references are provided). Plant demand for water and nutrients was assessed per plant by total leaf area (TLA). Spatial exploration of the soil by

plant roots depends on architectural characteristics including root depth, root diameter and root branching. We assumed that the exploration zone can be approximated by the median zone of root exploration (Z). We also assumed that the occupation of this zone can be assessed by the mean root impact density (DI) observed within the zone. The exploration ability of the roots over time was assessed by specific root area (SRA) and leaf nitrogen content (LNC). Plants with an acquisitive strategy (high SRA and high LNC) are known to have a higher growth rate than plants with conservative strategies. Leaf nitrogen content (LNC) was used as a marker for plants favouring acquisition vs. conservation of nutrients. In legume species, we assessed the plant's ability to use atmospheric dinitrogen by observing the presence of nodules on roots. Water and dissolved nutrient transport in plant was assessed by root diameter (D).

To characterise the zone explored by roots for resources, we assessed the distribution of the roots in three soil layers (0-20 cm, 20-40 cm and 40-80 cm) together with root impact densities the root impact density of each species and differences in mean root impact density between the cover plants and banana (See Chopart *et al.*, 2009).

Table 1 Measured and calculated traits related to the ability of the cover plants to acquire soil resources and their functional significance.

Abbreviation	Traits	Units	Associated functions	References	Mean (CV)
LNC	Leaf nitrogen content	g.kg ⁻¹	N nutrition/absorption rate (+)	Fortunel 2012 Maire 2009	4.1 (0.3)
TLA	Total leaf area	cm ²	Resource demand (+) Evapotranspiration potential (+)	Blum 2011	30.0 (1.7)
Z	Median zone of root exploration	cm ²	Soil zone of interception (+)	Bernston 1994	764.8 (0.6)
DI	Mean root impact density	nbI.dm ⁻²	Efficiency of interception (+)	Damour and Dorel 2010 Chopart 2009	8.3 (0.6)
SRA	Specific root area	cm ² .g ⁻¹	Capacity of uptake (+)	Maire 2009 Mokany 2008	433.6 (0.6)
D	Mean root diameter	mm	Efficiency of transport (+)	Roumet 2006 Fort 2012	0.9 (0.8)

(+) indicates a positive relationship between the trait and the function. CV = coefficient of variation, mean/standard deviation

II.2.3 Measurements and calculation of plant traits

At one sampling date per species (i.e. mid-flowering stage or at the end of the 6-month experiment), the above-ground parts of plants were sampled. Concerning above-ground traits, leaf nitrogen content (LNC) and specific leaf area (SLA) were measured on few green leaves taken from the top of the plants, using standard protocols (Perez-Harguindeguy *et al.*, 2013). The whole plant was used to measure above-ground dry biomass (B_{Ma}). Total plant leaf area (TLA) was calculated by multiplying plant leaf dry biomass and SLA. In addition to B_{Ma} and SLA, the above-ground traits used to describe the competitive abilities for light acquisition in Tardy (in press, EJA) were height (H), crown width (CW) and leaf area ratio (LAR), the latter being the ratio between TLA and B_{Ma}. The above-ground traits we measured are described in detail in Tardy *et al.* (in press, 2015).

For below-ground traits, a 1-m deep and 1-m wide trench was dug at a distance of 20 cm from the base of the plant. The root intersections in the vertical soil profile were counted on a 5 cm × 5 cm mesh. The median depth was calculated as the depth at which 50% of the root intersections were visible, and the median width as the width at which 50% of the root intersections were visible. The median zone (Z) was calculated as the product of median depth and median width. Mean root impact density (DI) was calculated as the mean number of roots visible as a function of the total area explored by the root intersections in the soil profile. In each soil layer, we determined the total area explored by roots by multiplying each 5-cm thick layer by the maximum lateral extension (i.e. the distance from the plant base to the farthest root in that layer of soil). Root impact density per soil layer (0-20, 20-40 and 40-80 cm) was calculated in the same way as DI.

In addition, for each plant, three 1,000-cm³ soil samples were taken. The first sample was taken at the plant base at a depth between 0-10 cm, the second sample at the mean root exploration depth (i.e. max depth/2) under the base of the plant, and the third sample at the mean root exploration depth and width (i.e. max width/2). Each sample was washed and filtered to access the roots. The roots were dried with lab paper and scanned at 400 dots per inch (Epson expression 10000XL Pro scanner). The area and diameter of each root sample were measured with WinRHIZO Pro 2009a software (Regent Instruments, Quebec, Canada). The three samples were then pooled and weighed after 72 h at 70 °C to evaluate the root dry biomass. Specific root area (SRA) was calculated by dividing the total area of the three samples by the root dry biomass. Mean root diameter (D) was calculated by averaging the root diameters of the three samples per plant.

II.2.4 Statistical analysis

All statistical analyses were performed with R 3.1.1 software ($\alpha = 0.05$) (R Core Team, 2014). Fligner tests were conducted to assess the homogeneity of variance of the traits within a species. The Kruskal-Wallis test was used because the data were non-parametric, due to the small number of replicates, with the “kruskal” function in the package “agricolae” (de Mendiburu, 2014) with false discovery rate (FDR) correction. Correlations between traits were assessed using Spearman’s rank order correlation coefficient. Principal component analyses (PCA) were performed with a few traits that explained the majority of the variability between species on the two first axes and to represent the distribution of the 21 species (with four replicates per species except for two species with only three replicates, $n=82$). Visual groups of species were displayed on the PCA.

II.3 RESULTS

II.3.1 Soil resource acquisition traits

Mean values and coefficients of variation of functional traits are listed in Table 1 and the details for each species of the panel are given in Appendix 1. Traits exhibited marked variations according to the species. The trait with the largest (25-fold) difference among species was the median zone of root exploration, which ranged from 1,234 cm² (*C. cajan*), to 52 cm² (*T. patula*). Specific root area was the trait with the smallest (7-fold) difference among species, which ranged from 1,058 cm².g⁻¹ (*B. pilosa*) to 149 cm².g⁻¹ (*C. cajan*).

II.3.2 Correlations between traits influencing the acquisition of soil resources

The median root exploration zone was positively correlated with mean root diameter ($\rho=0.45$, $p<0.001$) and with total leaf area ($\rho=0.60$, $p<0.001$) and negatively correlated with mean root impact density ($\rho=-0.30$, $p=0.007$) and specific root area ($\rho=-0.50$, $p<0.001$) (Table 2 and Fig1 A). Mean root diameter was negatively correlated with mean root impact density ($\rho=-0.46$, $p<0.001$) and specific root area ($\rho=-0.77$, $p<0.001$). Mean root impact density and specific root area were positively correlated ($\rho=0.34$, $p=0.002$). These correlations suggest a trade-off between plants with large diameter roots which explore the soil vertically and horizontally and plants with a lot of thin roots which explore the top layer of the soil.

Table 2 Correlations of Spearman between different traits related to the ability of the cover plants to acquire soil resources

	LNC	TLA	Z	DI	SRA	D
LNC		0.761	0.291	0.483	0.931	0.701
TLA	0.03		<0.001	0.858	<0.001	<0.001
Z	0.12	0.60		0.007	<0.001	<0.001
DI	-0.08	0.02	-0.30		0.002	<0.001
SRA	0.01	-0.54	-0.50	0.34		<0.001
D	-0.04	0.44	0.45	-0.46	-0.77	

The section below the diagonal presents the Spearman's ranked correlation coefficient (n=82), with significant correlations (p-value<0.05) in bold. The section above the diagonal presents the p-value associated with the correlations. (see Table 1 for the names of traits).

II.3.3 Soil resource acquisition strategies

A principal component analysis of our 21 species, with six traits related to soil resource acquisition strategies, explained 59% of total variability with two axes (Fig 1 A); axis 1 and 2 explained 38% and 21% of variability, respectively. Specific root area (SRA), the median zone of root exploration (Z) and mean root diameter (D) contributed significantly (26%, 25% and 23% respectively) to axis 1, total leaf area (TLA) and mean root impact density (DI) contributed slightly to axis 1 (14% and 9% respectively) and leaf nitrogen content (LNC) contributed significantly (65%) to axis 2.

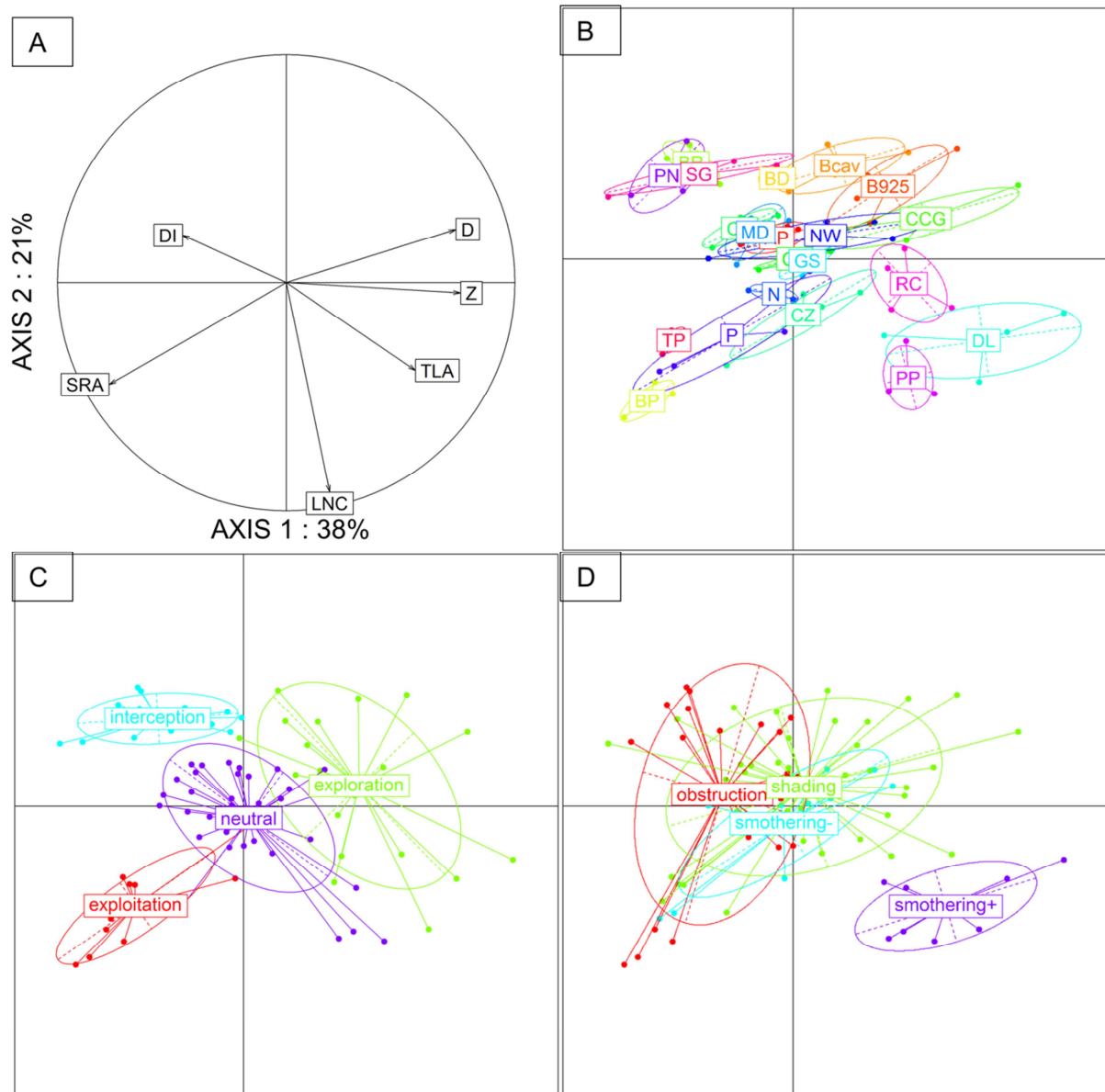


Fig 1 Principal component analysis of 6 traits and 21 species

(A) Correlation circle between traits; (B) Representation of species on the first two axes; (C) Belowground strategies; (D) Aboveground strategies. (see Table 1 for names of traits and Appendix for the names of the species)

Axis 1 revealed opposition between SRA and DI and D, Z and TLA; i.e. Axis 1 contrasts plant species with high D, high Z and high TLA (on the right) versus plant species with high SRA and high DI (on the left). Axis 2 separates plant species according to their LNC, with high LNC at the bottom and low LNC at the top.

The projections of individual plants and their species on the two-dimensional principal component analysis showed that plants of each species can be grouped and distinguished from

one another, indicating lower intra-variability than inter-specific variability (Fig 1B). Species were located along a continuum from high D and high Z to high SRA and high LNC and along a second continuum from high D and high Z to high DI and low LNC. The two banana cultivars (Bcav and B925) were located close to one another and were characterised by high Z, high D and low LNC. At the opposite end of the continuum, the two weed species, *B. pilosa* (BP) and *M. charantia* (P), combined high SRA and high LNC. The cover plant species were on a continuum from species with a high Z and high D (e.g. *C. cajan* “Guadeloupe”, CCG) to species favouring resource investment in the root zone (high SRA) with high N acquisition ability (high LNC) (e.g. *T. patula*, TP) or root impact density (high DI) with weak N acquisition ability (low LNC) (e.g. *B. ruziziensis*, BR) (Fig. 1B).

As shown in Fig 1C, we classified the species in four groups according to which extreme strategy they are the closest to and validated the groups with the boxplots in Fig 2. The “interception” strategy corresponded to species with high DI (Fig 2 A) and low LNC (Fig 2 B). This strategy is located at the top left in Fig 1C. The “exploitation” strategy corresponded to species with high SRA (Fig 2C) and high LNC (Fig 2B). This strategy is located at the bottom left in Fig 1C. The “exploration” strategy corresponded to species with high D, high Z and high TLA. This strategy is located on the right in Fig 1C. The “neutral” strategy corresponded to species which are not positioned close to a strategy and have a medium DI, medium LNC and medium SRA compared to the other strategies (Fig 2 A, B, C). This strategy is located in the centre in Fig 1C.

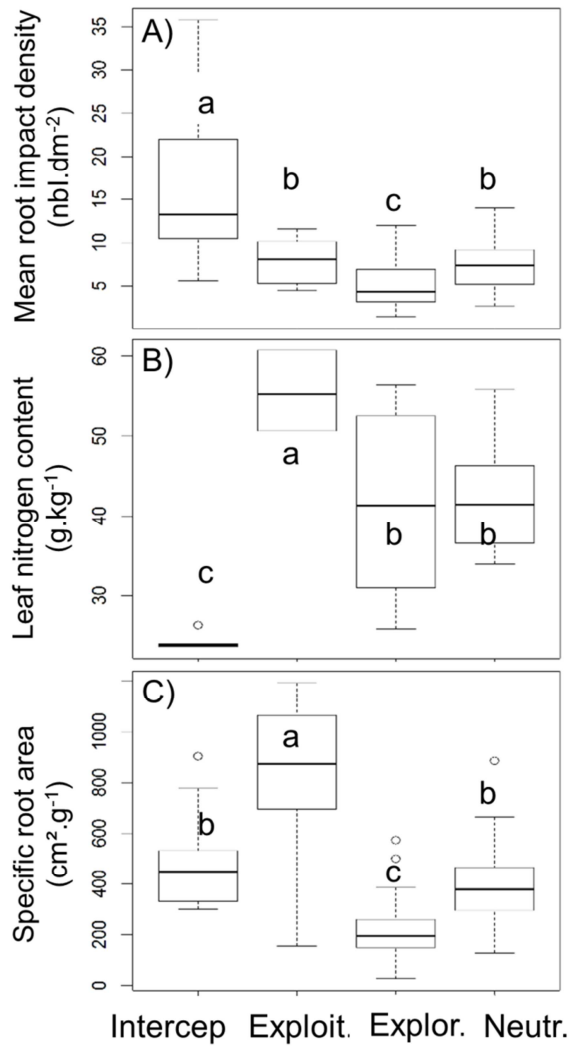


Fig 2 Differences in traits between the 4 belowground strategies.

(A) Mean root impact density, (B) leaf nitrogen content and (C) specific root area of the 4 belowground strategies identified in Fig 3. Different letters represent significant differences (Kruskal test).

II.3.4 Links between soil resource acquisition strategies and light acquisition strategies

As shown in Table 3, we looked for correlations between the six traits explaining soil resource acquisition strategies and the five traits explaining light resource acquisition strategies. Among the significant correlations ($p < 0.001$), the median zone of root exploration (Z) was positively correlated with aboveground dry biomass (B_{Ma}), height (H) and crown width (CW) (with respectively $\rho = 0.63$, $\rho = 0.52$ and $\rho = 0.42$). B_{Ma} was positively correlated with mean root diameter (D) and negatively correlated with specific root area (SRA)

(respectively $\rho=0.47$ and $\rho=-0.55$); as was H (respectively $\rho=0.47$ and $\rho=-0.40$). Specific leaf area (SLA) and the above-ground leaf area ratio (LAR) were positively correlated with leaf nitrogen content (LNC) (respectively $\rho=0.57$ and $\rho=0.38$).

To test for links between competitive strategies for the acquisition of soil resources and of light, we projected light competition strategies on the two-dimensional principal component analysis based on soil resource acquisition (Fig 1D). The representations of competitive strategies of light acquisition overlap, except for high biomass species with a strong smothering strategy (smothering+) in contrast with low biomass species with a weak smothering strategy (smothering-). The shift in “smothering +” compared to other strategies could be because species in this group have a very high above-ground biomass and specific leaf area, correlated with total leaf area and leaf nitrogen content, respectively (Table 3). Comparison of Fig 1C and Fig 1D shows there is no one-to-one correspondence between competitive strategies for the acquisition of light and soil resources.

Table 3 Correlations of Spearman between traits related to the ability to acquire soil resources and traits related to the ability to acquire light

	BMa	SLA	LARa	H	CW
LNC	-0.02 0.845	0.57 <0.001	0.38 <0.001	-0.14 <0.001	0.07 0.532
Z	0.63 <0.001	-0.07 0.536	-0.10 0.388	0.42 <0.001	0.52 <0.001
DI	0.02 0.836	0.18 0.154	-0.06 0.610	-0.23 0.036	-0.04 0.747
SRA	-0.55 <0.001	0.14 0.224	0.14 0.212	-0.40 <0.001	-0.36 <0.001
D	0.47 <0.001	-0.26 0.020	-0.16 0.153	0.47 <0.001	0.27 0.013
TLA	0.96 <0.001	0.17 0.107	-0.01 0.931	0.31 0.005	0.88 <0.001

Horizontally, BMa = aboveground dry biomass, SLA = specific leaf area, LARa= aboveground leaf area ratio, H= height, CW= plant crown width. Vertically, see Table 1 for names of traits. The first number in each box is the Spearman’s ranked correlation coefficient (n=82) and the second number is the p-value associated with the correlations, significant correlations (p-value<0.05) are in bold.

II.3.5 Prospection zone for soil resources

The mean root impact density in each soil layer identifies the soil occupation profile (see example in the insert in Fig 3). According to the way we calculated $\Delta 0-20$ and $\Delta 40-80$, species with a positive $\Delta 0-20$ had a lower root impact density than banana in the 0-20 cm soil layer, e.g. *T. patula* (TP) or *R. communis* (RC) in Fig 3. Species with a positive $\Delta 40-80$ had a higher root impact density than banana in the 40-80 cm soil layer, e.g. *A. pintoï* (AP) or *B. ruziziensis* (BR) in Fig 3. Species which presented both $\Delta 0-20$ and $\Delta 40-80$ positive are thus of potential interest for associations with banana are the species on the top right in Fig 3: *N. wightii*, *C. zanzibarica*, *C. spectabilis*, *V. unguiculata*, *M. deeringiana*, and *G. sepium* (NW, CZ, CS, N, MD and GS respectively).

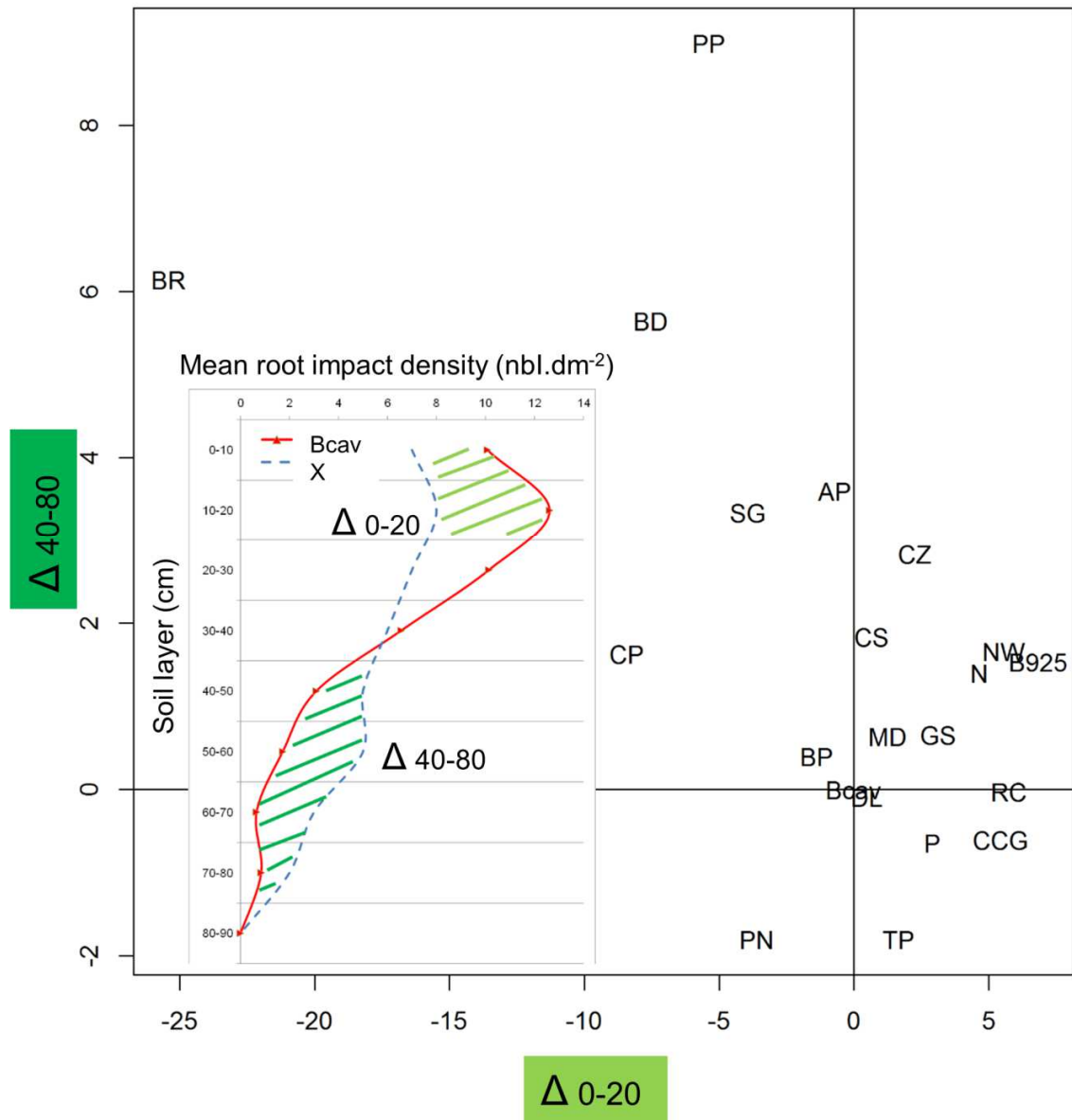


Fig 3 Species distribution according to differences in mean root impact density in the 0-20 cm soil layer (Δ 0-20) and in the 40-80 cm soil layer (Δ 40-80) between the cover plant species and the banana cultivar Cavendish (Bcav).

The insert shows the Bcav mean root impact density profile (red line) and an ideal cover crop species (X) with a mean root impact density profile (blue dashed line) which is complementary to the Bcav profile, i.e. has a positive Δ 0-20 and positive Δ 40-80. We calculated the difference in the mean root impact density of the cover crop (X) compared to that of the banana cultivar Cavendish (Bcav) in the 0-20 soil layer, Δ 0-20 = $DI_{Bcav\ 0-20} - DI_{X\ 0-20}$, and the difference in the mean root impact density of the cover crop (X) compared to that of the Bcav in the 40-80 soil layer, Δ 40-80 = $DI_{X\ 40-80} - DI_{Bcav\ 40-80}$. See Appendix for names of species.

II.4 DISCUSSION

II.4.1 Trade-offs in root structure and root distribution in the soil

We characterised species by assessing their root structure and root distribution in the different soil layers. We observed two major negative correlations. In accordance with the results of previous studies (Fort *et al.*, 2012 and references therein), we found a negative correlation between mean root diameter (D) and specific root area (SRA). This supports the hypothesis of a root structural trade-off between species. Species with high SRA (or SRL, as they are strongly correlated together (Maire *et al.*, 2009)) are characterised by rapid nutrient acquisition and turn-over (Roumet *et al.*, 2006; Fort *et al.*, 2012) as a lot of thin roots allows them to efficiently search for patches of nutrients in the shallow soil layers. Large diameter roots have more strength to penetrate tough layers of soil, which helps access deep soil resources and increases the uptake of water (Eissenstat, 1992). This is consistent with the root economic spectrum theory opposing conservative species (high D) and acquisitive species (high SRA), regardless of botanical families (Roumet *et al.*, 2006). In our case, mean root impact density (DI) and the median zone of root exploration (Z) could also be indicators of this spectrum. Z is correlated with D and DI is correlated with SRA.

The second negative correlation between Z and DI could illustrate a scale versus precision foraging theory, in terms of root distribution in the soil between: (i) plants that forage slowly for resources at a large scale (horizontally and vertically) but with limited colonization of space and few roots per dm² and (ii) plants that forage rapidly at a smaller scale but with more precision due to the large number of roots per dm², thereby increasing their chances of finding a patch of nutrients. This is consistent with the trade-off between efficiency of exploitation (DI in our study) and exploitation potential (Z in our study) showed by Berntson (1994).

II.4.2 Competitive strategies for the acquisition of soil resources and resources acquired preferentially

We identified three main competitive strategies which appeared to favour the acquisition of water, nitrogen, and P. Species with an “exploration strategy” explored a large volume of soil ($Z > 1000 \text{ cm}^2$), had a high total leaf area and roots with a large diameter ($> 1.5 \text{ mm}$). As water is generally found in deep soil layers, the characteristics of plant species with an exploration strategy suggest they could have a good aptitude for the acquisition of water. In this group, the LNC variation was high (Fig 1B), pointing to differences among species in N

absorption abilities: the two banana cultivars have poor N acquisition abilities whereas the leguminous climbing species (*D. lablab*) have a high LNC, as shown by Cornelissen *et al.* (1997).

We identified two other strategies which share the exploration of shallow soil layers with roots with small diameters but producing large area of nutrient exchange. The species with an “exploitation strategy” had high SRA ($> 600 \text{ cm}^2.\text{g}^{-1}$) and LNC ($> 50 \text{ g.kg}^{-1}$), which are two traits linked to high growth rates (Cornelissen *et al.*, 1997; Roumet *et al.*, 2006). Indeed, Osone and Tateno (2005), showed that LNC could be a proxy for the nitrogen absorption rate per unit root dry weight and was highly correlated with root nitrogen concentration and photosynthetic capacity. These authors also showed that specific root length (highly correlated with SRA) was generally greater in species with high N absorption ability (and P uptake (Gahoonia and Nielsen, 2004)). We can hypothesise that species in this group rapidly expand their root area and absorb nitrogen efficiently and that their strategy of exploitation thus favours nitrogen acquisition. The two weed species we studied belong to this group, and their rapid growth and nutrient acquisition could explain their abundance in the banana agrosystem under study.

Species with an “interception strategy” had a high mean root impact density (more than 11 root intersections.dm²) and a low LNC ($< 26 \text{ g.kg}^{-1}$). We can hypothesise that these species favour the production of many thin roots but have limited nitrogen absorption ability. This kind of strategy appears to favour the acquisition of immobile nutrients in the uppermost soil layer, such as phosphorus (Ge *et al.*, 2000; Lynch and Brown, 2001; Lynch, 2007).

II.4.3 Links between soil resources and light acquisition traits and strategies

Only a few positive correlations were observed between traits which characterise the size of the above-ground and below-ground prospection zones (Table 3): the median zone of root exploration (Z) was correlated with height (H) and crown width (CW). The negative correlations between H and LNC and SRA are consistent with the trade-off observed by Hummel *et al.* (2007) between H and RGR, showing that slow growing species and tall plants have dense roots which may increase root resistance and longevity. We found another correlation between LNC and SLA, the two indicators of acquisitive strategy in the leaf economic spectrum, in accordance with the results of previous studies (Cornelissen *et al.*, 1997; Garnier *et al.*, 2004; Wright *et al.*, 2004; Chanteloup, 2013). The negative correlation between root diameter D and SLA is in accordance with the results of a study by Chanteloup

(2013) on grassland and supports the hypothesis of a plant economic spectrum, as D is an indicator of a conservative strategy in the root economic spectrum, and SLA is an indicator of acquisitive strategy in the leaf economic spectrum. But in our case, SRA and SLA, which are respectively indicators of root acquisition strategy and the leaf economic spectrum, were not correlated (in contrast to Tjoelker *et al.* (2005)) so we are unable to confirm this theory. We hypothesise that the diversity of our panel, which contained only a few cover plant species, did not reveal a general trend as was possible in the worldwide ecology studies. Furthermore we did not observe a correlation between SRA and LNC. As shown by Maire *et al.* (2009), a high LNC is an indicator of N-exploiting species and is associated with the acquisitive strategy in the leaf economic spectrum. This no-correlation could be explained by the particularly good acquisition abilities of the tropical leguminous species, *D. lablab*, which presents a morphologic conservation trait (large root diameter) but high LNC and a high growth rate (Fig 1 A, B).

We did not identify any specific correlation between competitive strategies for light acquisition and competitive strategies for acquisition of soil resources (Fig 1C,D). Rather, species with a competitive “exploration strategy” for the acquisition of soil resources had a competitive “shading strategy” for the acquisition of light (Bcav and B925) or a “smothering+ strategy” (*D. lablab*). Species with an “interception strategy” had a competitive “shading strategy” for the acquisition of light (*S. guianensis*) or an “obstruction strategy” (*P. notatum* and *B. ruziziensis*). Species with an “exploitation strategy” had a competitive “shading strategy” for the acquisition of light (*T. patula*) or an “obstruction strategy” (*B. pilosa*) or “smothering– strategy” (*M. charantia*). This confirmed that in our range of species, it was necessary to study light and soil resources acquisition abilities independently to characterise their competitive strategies.

II.4.4 Soil root distribution of cover plants in comparison with banana

We analysed the root distribution of cover plants with the aim of maximizing the differences between them and the banana root system to limit interference and minimize competition (Fig 3). This objective is based on the complementarity theory to decrease competition between intercropped species (Fridley, 2001; Eisenhauer, 2012). We hypothesised that species of cover plant with positive $\Delta 0-20$ and $\Delta 40-80$, i.e. a lower root impact density than banana in the 0-20 cm soil layer and a higher root impact density than banana in the 40-80 cm soil layer, will

be the most appropriate intercrops with Cavendish banana. The aim was to compare root impact density of the different species in shallow and deep soil layers with the root impact density of Cavendish banana to reduce competition in the shallow soil layer where the majority of nutrients are found and to favour species able to access resources such as water and soluble nutrients that are leached to the deep layer of soil. This is consistent with the root architectural trade-offs for water and phosphorus acquisition described by Ho *et al.* (2005). Among cover plants with potentially suitable competitive strategies for light and soil resource acquisition, we found *N. wightii* and *C. zanzibarica*, which both have a lower root impact density than banana in the 0-20 cm soil layer and a higher root impact density than banana in the 40-80 cm soil layer.

II.5 CONCLUSION

Following the characterisation of competitive abilities for light acquisition (Tardy *et al.*, in press, 2015), the present study characterised the competitive abilities of a range of species for the acquisition of soil resources. Cover plants in the banana system can provide an ecosystem service of biological weed control only if the competition for resources with banana is minimized. The approach described in this study provides a conceptual basis to help choose the right cover plant species depending on the functional traits that reflect the characteristics of the species such as root distribution and depth, root morphological characteristics or the ability to form nodules. We identified three main root strategies: an “exploration strategy” used by species whose large diameter roots penetrate both vertically and horizontally in search of resources in a large volume of soil, an “exploitation strategy” used by species which prospect a smaller zone of soil with roots with a high specific root area and a high nitrogen acquisition ability, and an “interception strategy” used by species which prospect shallow layers of soil with roots with an intermediate specific root area and high mean root impact density. In addition, we identified species with minimum interference in the root prospection zone in the soil compared to the banana crop to minimise competition. For example, for the purpose of intercropping, *N. wightii*, *C. spectabilis* and *V. unguiculata* could be cultivated alone or in association, as they minimize interference with banana roots. During fallow, it is not necessary to minimize competition with banana so other cover plant species can be used for weed control. For example, if a complementary objective is to avoid leaching of nitrate, *B. ruziziensis* could be used as it has a very high root impact density. Conversely if the

complementary objective is to increase the concentration of N in the soil with mulch, *D. lablab* could be used, as it is a leguminous species with high biomass production. We found no clear correlation between competitive strategies for the acquisition of light and below-ground resources. Only a few positive correlations were found between traits which define the extent of above-ground and below-ground prospection. With our range of species, we needed to study light and soil resource acquisition abilities independently to characterize their competitive strategies. To characterize a new panel of species to be incorporated in banana agrosystems, we could now limit the study to the most discriminating traits: leaf area ratio for light competition, root densities for competition for soil resources and above-ground biomass or total leaf area for both. The next step will be to assess the effects of the cover plants on weed species and on banana as a function of their chosen strategy.

II.6 ACKNOWLEDGEMENT

This work was supported by the EU Project '*Agroecologie des systèmes multi-espèces pour le développement d'une agriculture durable en milieu tropical*'. F.T. was supported by grants from CIRAD and INRA. We thank Charles Meynard, Mylène Ramassamy, Steewy Lakhia, Christina Racel, and Jean-Luc Jean-Louis for their technical support. We would also like to thank Nathalie Colbach for her constructive comments on the manuscript.

II.7 REFERENCES

- Aerts R 1999 Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *J. Exp. Bot.* 50, 29-37.
- Altieri M A 1999 The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture Ecosystems & Environment* 74, 19-31.
- Bardgett R D, Mommer L and De Vries F T 2014 Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.* 29, 692-699.
- Berntson G M 1994 MODELING ROOT ARCHITECTURE - ARE THERE TRADEOFFS BETWEEN EFFICIENCY AND POTENTIAL OF RESOURCE ACQUISITION. *New Phytologist* 127, 483-493.
- Blum A 2011 *Plant Water Relations, Plant Stress and Plant Production*. Springer-Verlag Berlin, Berlin. pp. 11-52.
- Chanteloup P 2013 Patrons d'organisation des traits aériens et racinaires en prairies humides: liens avec la production primaire (quantité et qualité). Université Rennes 1; Université européenne de Bretagne.
- Chapman N, Miller A J, Lindsey K and Whalley W R 2012 Roots, water, and nutrient acquisition: let's get physical. *Trends Plant Sci.* 17, 701-710.
- Chopart J, Le Mézo L and Mézino M 2009 RACINE 2: Software application for processing root data from impact counts on soil profiles: Software and user guide. RACINE 2: Software application for processing root data from impact counts on soil profiles: Software and user guide.
- Cornelissen J H C, Werger M J A, CastroDiez P, vanRheenen J W A and Rowland A P 1997 Foliar nutrients in relation to growth, allocation and leaf traits in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia* 111, 460-469.
- Damour G and Dorel M 2010 Functional traits of the root systems : a tool to select cover-crops. The case of the banana-Neonotonia cropping system. In *ESA Congress*. Ed. S-T I P A Wery Jacques. pp 469-470. 11, FRA.
- Damour G, Garnier E, Navas M L, Dorel M and Risede J M in press, 2015 Using Functional Traits to Assess the Services Provided by Cover Plants : A Review of Potentialities in Banana Cropping Systems. *Advances in Agronomy* 134.
- de Mendiburu F 2014 *agricolae : Statistical Procedures for Agricultural Research*.
- Dunbabin V M, Postma J A, Schnepf A, Pages L, Javaux M, Wu L H, Leitner D, Chen Y L, Rengel Z and Diggle A J 2013 Modelling root-soil interactions using three-dimensional models of root growth, architecture and function. *Plant and Soil* 372, 93-124.

- Ehrmann J and Ritz K 2014 Plant: soil interactions in temperate multi-cropping production systems. *Plant and Soil* 376, 1-29.
- Eisenhauer N 2012 Aboveground-belowground interactions as a source of complementarity effects in biodiversity experiments. *Plant and Soil* 351, 1-22.
- Eissenstat D 1992 Costs and Benefits of Constructing Roots of Small Diameter. *Journal of Plant Nutrition* 15, 763-782.
- Fort F, Cruz P and Jouany C 2014 Hierarchy of root functional trait values and plasticity drive early-stage competition for water and phosphorus among grasses. *Functional Ecology* 28, 1030-1040.
- Fort F, Jouany C and Cruz P 2012 Root and leaf functional trait relations in Poaceae species: implications of differing resource-acquisition strategies. *Journal of Plant Ecology*.
- Fortunel C, Fine P V A and Baraloto C 2012 Leaf, stem and root tissue strategies across 758 Neotropical tree species. *Functional Ecology* 26, 1153-1161.
- Fortunel C, Violle C, Roumet C, Buatois B, Navas M L and Garnier E 2009 Allocation strategies and seed traits are hardly affected by nitrogen supply in 18 species differing in successional status. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 11, 267-283.
- Fridley J D 2001 The influence of species diversity on ecosystem productivity: how, where, and why? *Oikos* 93, 514-526.
- Gahoonia T S and Nielsen N E 2004 Barley genotypes with long root hairs sustain high grain yields in low-P field. *Plant and Soil* 262, 55-62.
- Garnier E, Cortez J, Billes G, Navas M L, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C and Toussaint J P 2004 Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630-2637.
- Ge Z Y, Rubio G and Lynch J P 2000 The importance of root gravitropism for inter-root competition and phosphorus acquisition efficiency: results from a geometric simulation model. *Plant and Soil* 218, 159-171.
- Hinsinger P 2001 Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant and Soil* 237, 173-195.
- Ho M D, Rosas J C, Brown K M and Lynch J P 2005 Root architectural tradeoffs for water and phosphorus acquisition. *Funct. Plant Biol.* 32, 737-748.
- Hodge A, Robinson D, Griffiths B S and Fitter A H 1999 Why plants bother: root proliferation results in increased nitrogen capture from an organic patch when two grasses compete. *Plant Cell Environ.* 22, 811-820.

- Hummel I, Vile D, Violle C, Devaux J, Ricci B, Blanchard A, Garnier E and Roumet C 2007 Relating root structure and anatomy to whole-plant functioning in 14 herbaceous Mediterranean species. *New Phytologist* 173, 313-321.
- Imo M 2012 Managing Competition for Nutrients in Agro-Ecosystems. INTECH Open Access Publisher.
- Jungk A O 2002 Dynamics of nutrient movement at the soil-root interface. Marcel Dekker Inc., New York, USA.
- Koohafkan P, Altieri M A and Gimenez E H 2012 Green Agriculture: foundations for biodiverse, resilient and productive agricultural systems. *Int. J. Agric. Sustain.* 10, 61-75.
- Lu Y C, Watkins K B, Teasdale J R and Abdul-Baki A A 2000 Cover crops in sustainable food production. *Food Rev. Int.* 16, 121-157.
- Lynch J P 2007 Roots of the second green revolution. *Australian Journal of Botany* 55, 493-512.
- Lynch J P 2013 Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. *Annals of Botany* 112, 347-357.
- Lynch J P and Brown K M 2001 Topsoil foraging - an architectural adaptation of plants to low phosphorus availability. *Plant and Soil* 237, 225-237.
- Maire V, Gross N, Pontes L d S, Picon-Cochard C and Soussana J-F 2009 Trade-off between root nitrogen acquisition and shoot nitrogen utilization across 13 co-occurring pasture grass species. *Functional Ecology* 23, 668-679.
- Malezieux E, Crozat Y, Dupraz C, Laurans M, Makowski D, Ozier-Lafontaine H, Rapidel B, de Tourdonnet S and Valantin-Morison M 2009 Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 29, 43-62.
- Mokany K and Ash J 2008 Are traits measured on pot grown plants representative of those in natural communities? *Journal of Vegetation Science* 19, 119-126.
- Mommer L, Visser E J W, van Ruijven J, de Caluwe H, Pierik R and de Kroon H 2011 Contrasting root behaviour in two grass species: a test of functionality in dynamic heterogeneous conditions. *Plant and Soil* 344, 347-360.
- Mommer L and Weemstra M 2012 The role of roots in the resource economics spectrum. *New Phytologist* 195, 725-727.
- Osone Y and Tateno M 2005 Nitrogen absorption by roots as a cause of interspecific variations in leaf nitrogen concentration and photosynthetic capacity. *Functional Ecology* 19, 460-470.

Pages L, Becel C, Boukcim H, Moreau D, Nguyen C and Voisin A S 2014 Calibration and evaluation of ArchiSimple, a simple model of root system architecture. *Ecological Modelling* 290, 76-84.

Perez-Harguindeguy N, Diaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte M S, Cornwell W K, Craine J M, Gurvich D E, Urcelay C, Veneklaas E J, Reich P B, Poorter L, Wright I J, Ray P, Enrico L, Pausas J G, de Vos A C, Buchmann N, Funes G, Quetier F, Hodgson J G, Thompson K, Morgan H D, ter Steege H, van der Heijden M G A, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti M V, Conti G, Staver A C, Aquino S and Cornelissen J H C 2013 New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61, 167-234.

Prieto I, Roumet C, Cardinael R, Dupraz C, Jourdan C, Kim J H, Maeght J L, Mao Z, Pierret A, Portillo N, Rounsard O, Thammahacksa C and Stokes A 2015 Root functional parameters along a land-use gradient: evidence of a community-level economics spectrum. *Journal of Ecology* 103, 361-373.

Reich P B 2014 The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* 102, 275-301.

Roumet C, Urcelay C and Diaz S 2006 Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field. *New Phytologist* 170, 357-368.

Tardy F, Moreau D, Dorel M and Damour G in press, 2015 Trait-based characterisation of cover plants' light competition strategies for weed control in banana cropping systems in the French West Indies. *European Journal of Agronomy*.

Team R C 2014 R : A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Tjoelker M G, Craine J M, Wedin D, Reich P B and Tilman D 2005 Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytologist* 167, 493-508.

Tribouillois H, Fort F, Cruz P, Charles R, Flores O, Garnier E and Justes E 2015 A Functional Characterisation of a Wide Range of Cover Crop Species: Growth and Nitrogen Acquisition Rates, Leaf Traits and Ecological Strategies. *Plos One* 10, e0122156.

Vandermeer J H 1989 *The Ecology of Intercropping*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 237.

Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I and Garnier E 2007 Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882-892.

Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G,

Veneklaas E J and Villar R 2004 The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821-827.

Zhu J M and Lynch J P 2004 The contribution of lateral rooting to phosphorus acquisition efficiency in maize (*Zea mays*) seedlings. *Funct. Plant Biol.* 31, 949-958.

II.8 APPENDIX

Appendix 1: Mean \pm standard deviation of traits characterizing the competitive ability for the acquisition of soil resources per species. In each column, different letters indicate significantly different means of species parameters ($n=82$, $P<0.05$, Kruskal-Wallis test and significant differences in the Kruskal-Wallis post-hoc test).

Species plus abbreviation	Specific root area (SRA) cm ² .g ⁻¹	Median zone of root exploration (Z) cm ²	Above-ground dry biomass (BMa) kg	Total leaf area (TLA) cm ²	Mean root impact density in 0-20 cm soil layer (DI 0-20) nb/dm ²	Mean root impact density in 40-80 cm soil layer (DI 40-80) nb/dm ²	Mean root diameter (D) mm	Mean root impact density (DI) nb/dm ²	Leaf N content (LNC) g.kg ⁻¹
<i>Arachis pintoï</i> (AP)	341.1 ± 100.6 cdef	627 ± 146 defg	0.51±0.23ef	6.1 ± 2.3 f	12 ± 2 bcde	5 ± 4 abcd	0.77 ± 0.2 c	8,9 ± 1.1 bcd	41,0 l
<i>Musa spp.</i> ‘Cirad925’ (B925)	272.,1 ± 157.2 efgh	1090 ± 431 abc	3.12±0.25c	12.2 ± 0.8 e	5 ± 2 h	3 ± 5 efg	1.84 ± 1.02 a	2.5 ± 0.9 i	31,0 p
<i>Musa spp.</i> ‘Cavendish’ (Bcav)	343.5 ± 175.2 defg	1011 ± 475 abcd	2.54±0.73c	11.1 ± 3.0 e	11 ± 6 cdef	2 ± 1 efg	1.55 ± 0.39 a	6.8 ± 2.8 def	25,8 r
<i>Brachiaria decumbens</i> (BD)	311.2 ± 20.5 defgh	823 ± 246 bcde	4.28±1.59c	29.8 ± 7.8 cd	19 ± 3 ab	7±5 ab	0.57 ± 0.05 cdef	11.8 ± 1.2 ab	26,3 q
<i>Bidens pilosa</i> (BP)	1057.7 ± 146 a	386 ± 148 gh	0.04±0.02gh	0,6 ± 0,2 gh	13 ± 3 bcde	2±3 efg	0.22 ± 0.02 i	10 ± 1.8 bc	60,7 a
<i>Brachiaria ruziziensis</i> (BR)	473.4 ± 32 bcd	741 ± 280 cdef	11.73±4.96ab	43.5 ± 25.0 c	37 ± 8 a	8±5 ab	0.33 ± 0.05 hi	26.2 ± 6.4 a	24,0 s
<i>Cajanus cajan</i> ‘Guadeloupe’ (CCG)	149.4 ± 102.8 h	1234 ± 193 ab	3.18±0.55c	17.9 ± 6.8 de	6 ± 4 fgh	1±0 fgh	1.96 ± 1.21 ab	3.6 ± 1.5 ghi	41,3 k
<i>Centrosema pascuorum</i> (CP)	348.1 ± 72 cdef	873 ± 234 bcde	7.07±1.12b	50.1 ± 7.5 bc	20 ± 5 ab	3±2 bcdef	0.53 ± 0.17 defg	11.7 ± 2.3 ab	41,5 j
<i>Crotalaria spectabilis</i> (CS)	477.9 ± 139.5 bcd	591 ± 202 efg	0.12±0.07g	1.0 ± 0.3 g	11 ± 4 cdefgh	4±2 abcde	0.41 ± 0.06 fghi	7.2 ± 0.8 def	34,0 o
<i>Crotalaria zanzibarica</i> (CZ)	391,3 ± 338,4 defgh	943 ± 239 abcde	1.29±0.24d	6.1± 1.4 f	9 ± 2 defg	5±1 abc	0.66 ± 0.16 cd	8 ± 1.1 cde	55,8 c
<i>Dolichos lablab</i> (DL)	167 ± 81.6 gh	1147 ± 255 ab	14.55±3.86a	169.0 ± 35.7 ab	11 ± 4 cdef	2±1 efg	1.99 ± 1.41 a	8 ± 2,8 cde	56,4 b
<i>Gliricidia sepium</i> (GS)	344.1 ± 57.2 cdef	860 ± 155 bcde	0.62±0.52ef	4.3 ± 3.7 f	8± 1 efgh	2±2 cdefg	0.78 ± 0.44 cd	5.8 ± 0.8 efg	44,5 i
<i>Mucuna pruriens</i> var. <i>deeringiana</i> (MD)	462,5 ± 139,7 bcd	471 ± 104 fgh	0.37±0.19f	0.8 ± 0,5 g	10 ± 7 defg	2±2 cdefg	0.81 ± 0.33 c	6.2 ± 3.1 ef	36,6 m
<i>Vigna unguiculata</i> var. <i>David</i> (N)	513.1 ± 52.8 abc	927 ± 192 abcd	0.10±0.01g	0,8 ± 0,3 g	7 ± 5 fgh	3±2 bcdefg	0.37 ± 0.04 ghi	5.2 ± 1.5 fgh	46,3 h
<i>Neonotonia wightii</i> (NW)	352.3 ± 211.3 defgh	927 ± 588 bcde	1.59±1.00d	20.7 ± 12.3 de	6 ± 4 fgh	3±5 defg	0.86 ± 0.27 bc	3.4 ± 0.8 hi	36,1 n

<i>Momordica charantia</i> (P)	696 ± 449.5 abcd	392 ± 36 gh	1.35±1.21de	24.1 ± 27.5 de	9 ± 1 defgh	1±1 gh	0.55 ± 0.23 defg	5 ± 0.5 fghi	50,7 g
<i>Paspalum notatum</i> (PN)	550.1 ± 223.1 abcd	69 ± 40 h	0.05±0.04gh	0.9 ± 0.7 g	15 ± 9 bcde	0±0 h	0.45 ± 0.13 efgh	12.1 ± 5.9 bc	23,8 t
<i>Pueraria phaseolides</i> (PP)	388.7 ± 87.8 cde	1323 ± 124 a	16.32±5.,03a	182.1 ± 45.0 a	17 ± 4 abc	11±3 a	0.63 ± 0.11 cde	9 ± 1.3 bcd	53,2 e
<i>Ricinus communis</i> (RC)	192.9 ± 83.9 fgh	1078 ± 634 abcd	8.39±1.99ab	39.3 ± 11.9 c	6 ± 2 gh	2±1 efg	1.67 ± 0.7 a	4.8 ± 1.3 fghi	52,5 f
<i>Stylosanthes guianensis</i> (SG)	535.8 ± 259.6 bcd	336 ± 303 gh	1.04±0.36de	2.5 ± 1.1 f	15 ± 7 bcd	5±1 ab	0.61 ± 0.09 cde	11.5 ± 4.7 bc	23,6 u
<i>Tagetes Patula</i> (TP)	735.2 ± 72.5 ab	52 ± 12 h	0.01±0.00h	0.1 ± 0.0 h	10 ± 1 cdef	0±0 h	0.45 ± 0.04 efgh	9.1 ± 1.5 bcd	55,3 d

CONCLUSION du Chapitre II

Ce chapitre nous a permis de caractériser les aptitudes d'acquisition et d'utilisation des ressources du sol de notre panel d'espèces et de faire ressortir trois stratégies de compétition pour les ressources du sol : une stratégie d'exploration pour les espèces qui explorent le sol en profondeur et en largeur avec des racines de gros diamètre pour satisfaire une forte demande d'évapotranspiration (on peut faire l'hypothèse que ces espèces présentent un avantage compétitif à l'acquisition de ressources qui se trouvent en profondeur dans le sol) ; une stratégie d'exploitation pour les espèces qui explorent le sol en surface rapidement avec des racines fines (on peut faire l'hypothèse que ces espèces présentent un avantage compétitif pour l'acquisition de ressource azotée) et une stratégie d'interception pour les espèces qui explorent le sol en surface avec un nombre très important de racines fines (on peut faire l'hypothèse que ces espèces présentent un avantage compétitif pour l'acquisition de ressource peu mobiles). Les espèces ne présentant pas d'aptitudes particulières pour être classées dans les trois stratégies de compétition décrites ci-dessus ont été regroupées dans une quatrième stratégie de compétition qualifiée de neutre. Nous avons pu identifier les corrélations entre traits qui reflètent les compromis entre espèces observés en écologie :

- Un compromis entre les capacités d'acquisition et de conservation des ressources, mis en évidence par les études en écologie a été identifié dans notre panel par la corrélation négative entre les traits de surface racinaire spécifique et de diamètre des racines.
- Un compromis entre l'investissement de ressource carbonée pour la production de racines de gros diamètre permettant d'explorer un large volume de sol en profondeur et en largeur ou pour la production de racines fines et nombreuses pour exploiter efficacement un faible volume de sol a été repéré par une corrélation négative entre la taille de la zone de sol explorée et la densité d'impact racinaire par unité de surface de sol explorée .

Nous avons aussi étudié les liens entre stratégies aériennes et souterraines de compétition et pointé l'intérêt d'étudier les deux indépendamment car nous n'avons pas observé de lien strict entre stratégies de compétition aériennes et souterraines.

Ainsi avec ces deux premiers chapitres nous avons caractérisé l'effet compétitif d'une plante en identifiant sa stratégie de compétition. Nous faisons l'hypothèse que ces stratégies de

compétition sont des bons indicateurs des aptitudes des espèces à la compétition pour les ressources et donc à la régulation des adventices. Nous allons, dans le chapitre suivant, tester si l'impact d'une plante et de sa stratégie sera différent selon la stratégie de la voisine avec laquelle elle est en compétition.

CHAPITRE III

Interactions entre stratégies de compétition

Chapitre III : Interactions entre stratégies de compétition

INTRODUCTION du Chapitre III

Problématique et questions

Dans les chapitres précédents nous avons caractérisé les stratégies de compétition aérienne et souterraine d'un panel d'espèces végétales présentes dans les agroécosystèmes bananiers selon leurs aptitudes à acquérir et utiliser la lumière (Chapitre 1) et les ressources du sol (Chapitre 2) en conditions non limitantes. L'approche fonctionnelle, par la mesure de traits associés à la stature et au fonctionnement des structures d'acquisition de ressources de ces espèces, nous a permis de caractériser les continuums de stratégies de compétition aérienne et souterraine sur lesquels se répartissent les espèces. Ces mesures ont été faites sur des plantes isolées en conditions hydriques et minérales non limitantes pour évaluer le potentiel de croissance, d'acquisition et d'utilisation des ressources de ces espèces, et ainsi leur stratégie de compétition. Nous considérons donc que les stratégies de compétition identifiées lors de cette première expérimentation sont théoriques.

Notre objectif est maintenant d'analyser les relations de compétition entre espèces en fonction de leurs traits et de leurs stratégies de compétition. Nous déclinons ici cet objectif dans le cas de la compétition entre PdS et adventices, au champ. L'objectif est d'évaluer in situ les effets compétitifs de différentes plantes de service sur les espèces adventices, et les réponses de ces espèces adventices à la compétition en fonction de leurs stratégies de compétition et de leurs traits fonctionnels respectifs. Pour caractériser les PdS et leur effet sur les adventices nous devons mobiliser, comme dans les chapitres 1 et 2, les traits d'effet qui nous ont permis d'établir les stratégies de compétition. Pour caractériser les adventices et leur réponse à la compétition nous devons mobiliser des traits de réponse. Pour cela, nous souhaitons répondre aux questions de recherche suivantes:

- Est-ce que l'effet compétitif d'une espèce (PdS) sur une autre espèce (adventice) varie en fonction de leur stratégie de compétition respective ?
- Est-ce que la réponse d'une espèce (adventice) à la compétition générée par une autre espèce (PdS) varie en fonction de leur stratégie de compétition respective ?
- Pour chaque stratégie de compétition, quels sont les traits de la plante cible (adventice) les plus impliqués dans la réponse aux plantes voisines (PdS)?
- Pour chaque stratégie de compétition, quels sont les traits de la plante voisine (PdS) les plus impliqués dans l'effet sur la plante cible (adventice) ?

Nous souhaitons par ailleurs étudier si les traits déterminants les stratégies de compétition (traits mesurés à 6 mois) sont également déterminants dans la croissance précoce (traits mesurés à 1,5 mois) des espèces en situation de compétition.

Ces questions s'inscrivent dans une hypothèse de recherche appliquée plus large selon laquelle connaître les stratégies de compétition et les relations entre stratégies pourraient permettre de prévoir l'issue de la compétition. Pour répondre aux questions citées ci-dessus nous avons mené une expérimentation au champ mettant en compétition différentes espèces deux à deux. Cette partie des travaux repose sur une hypothèse de travail forte, celle que les espèces expérimentées sont bien représentatives de leur stratégie de compétition.

Démarche

Les mesures effectuées sur les adventices vont refléter les modifications morphologiques et physiologiques de la plante en réponse à une diminution de la quantité de ressources générée par une plante voisine, dans notre cas à une diminution de quantité de lumière. Ce sont des « traits de réponse » à la compétition (Violle *et al.*, 2009). Chaque plante présente un seuil de tolérance à l'ombrage en dessous duquel elles ne survivront pas. La variation de la ressource lumineuse en quantité et qualité affecte la physiologie des plantes qui ont chacune un point de compensation de la lumière c'est-à-dire un optima pour lequel la photosynthèse sera maximale et la respiration sera minimale (voir Valladares and Niinemets, 2008 pour revue). De ce point de compensation découle la théorie du « gain en carbone » qui se base sur un compromis entre la maximisation de la capture de la lumière et son utilisation pour la photosynthèse et la minimisation des pertes en carbone par la respiration (Garnier and Navas, 2013). Dans la continuité de cette théorie il existe l'hypothèse d'un compromis au sein des plantes entre l'optimisation de la croissance sous forte lumière et celle de la survie sous fort ombrage. Ainsi de nombreux processus sont dépendants de la ressource lumineuse. Comme répertorié dans les synthèses de Zimdahl (2004) et Garnier and Navas (2013), de nombreux traits répondent aux variations de lumière. Lorsqu'une plante est ombragée elle va voir sa vitesse de photosynthèse, sa vitesse de respiration et son point de compensation pour la lumière s'abaisser. Ces caractéristiques écophysiologiques sont difficiles à mesurer. Des traits fonctionnels peuvent être mesurés plus facilement pour rendre compte de ces caractéristiques. D'après le cadre théorique développé par Violle *et al.* (2009), un trait de réponse clé à la lumière est la surface foliaire spécifique (specific leaf area, SLA), ratio entre surface et masse sèche d'une feuille. Ce trait est fortement relié aux échanges gazeux foliaire

et à la capacité foliaire à acquérir le carbone (Garnier *et al.*, 1997 et références à l'intérieur). Or ce trait varie avec les conditions lumineuses car il augmente sous ombrage (Valladares *et al.*, 2000), ce qui en fait un indicateur privilégié de la réponse de la plante à la lumière. Au niveau des feuilles, la densité et la teneur en chlorophylle vont diminuer tandis que la surface des feuilles et leur SLA vont augmenter sous ombrage. Au niveau des tiges la densité et la longueur des entre nœuds à tendance à augmenter sous ombrage (Zimdahl, 2004).

D'un autre côté les « traits d'effets » de compétition sont les caractéristiques qui confèrent à l'espèce de bonnes capacités de compétition pour les ressources, ce que nous allons mesurer sur les différentes espèces de plantes de services. Dans le cas de la lumière plusieurs de ces traits ont été identifiés. Dans le Chapitre 1 nous avons identifié différentes stratégies aérienne de compétition pour la lumière pour lesquelles les traits déterminants dans l'acquisition de la lumière étaient un fort SLA, une forte hauteur et/ou forte envergure pour les espèces volubiles et un fort rapport de surface foliaire (leaf area ratio, LARa), ratio entre la surface de feuille totale et la biomasse sèche aérienne.

MATERIEL ET METHODES

Suite aux aléas environnementaux survenus lors de cette expérimentation, et aux nombreuses pertes de plantes engendrées, seuls les résultats de l'expérimentation sur l'adventice *B. pilosa* cultivée en l'absence et en situation de compétition avec différentes plantes de service pour une régulation rapide de l'adventice sont exploitables et présentés. Néanmoins il nous paraît intéressant, d'un point de vue méthodologique, de vous présenter l'ensemble de la démarche mise en oeuvre pour analyser les interactions entre espèces telle qu'elle a été pensée au début de l'expérimentation.

Méthodologie de l'expérimentation

La compétition entre espèces a été analysée dans une expérimentation au champ mettant en concurrence des adventices et des PdS. Le service de régulation biologique des adventices est basé principalement sur la compétition pour la lumière et pour les ressources du sol alors que le dis-service de diminution de la production des bananiers est lié uniquement à la compétition pour les ressources du sol. Nous avons donc choisi de favoriser une forte compétition pour la lumière de la part des PdS pour accomplir la régulation biologique des adventices et minimiser la compétition souterraine qui pourrait limiter la production des

bananiers. Nous nous focaliserons dans ce chapitre sur les traits fonctionnels liés à la compétition pour la lumière. Cette expérimentation se focalise sur l'étude des interactions aériennes entre espèces prises deux à deux.

Pour évaluer la compétition inter-spécifique, nous avons choisi de comparer des cultures monospécifiques (espèce cible, dans ce cas les adventices) à des cultures bispécifiques (espèce cible et espèce voisine, dans ce cas les adventices et les PdS respectivement) selon un dispositif additif qui permet de quantifier la compétition inter-spécifique (Gibson *et al.*, 1999). Chacune des deux adventices du panel, *B. pilosa* et *M. charantia*, a été cultivée en compétition avec des espèces de services représentantes de chacune des 3 stratégies de compétition. Par souci de simplification nous n'avons pas considéré l'effet du bananier sur les relations de compétition entre PdS et adventices. Cette expérimentation reflète donc la compétition entre PdS et adventices lors des phases de jachères et de début de 1^{er} cycle du système de culture lorsque les bananiers sont de petites tailles et ne génèrent pas encore de compétition vis-à-vis des adventices et des PdS.

Notre expérimentation repose sur l'hypothèse que le taux de recouvrement des espèces est le principal facteur engendrant de la compétition aérienne pour la lumière. Le taux de recouvrement d'une espèce dépend de sa stratégie de compétition aérienne et de sa densité de plantation. Pour mener à bien cette expérimentation nous avons donc fixé des densités de plantation et effectuer des mesures de traits fonctionnels sur les adventices et sur les espèces de services.

Nous avons souhaité tester deux modalités de densité, une densité de PdS forte et une densité de PdS faible. Ces deux modalités ont été mises en place pour correspondre à des situations agronomiques du système de culture bananier. Dans les deux modalités la densité de l'adventice était la même, c'est la densité des plantes de service que l'on a fait varier. La modalité de **densité forte** pour les PdS correspondait au besoin d'obtenir une régulation « rapide » des adventices lors de la phase d'implantation des bananiers, au début du 1^{er} cycle. Dans les systèmes conventionnels lors de cette phase est appliqué de l'herbicide au plus tard 30 jours après le semis des bananiers pour optimiser leur implantation et réguler rapidement les adventices. La modalité de **densité faible** pour les PdS correspondait au fait d'obtenir une régulation « lente » des adventices ce qui est tolérable lors d'une phase de jachère entre deux rotations de bananiers, qui dure environ 12 mois. En se basant sur ces pratiques, sur des données de croissance en dynamique et des observations d'abondance observées dans les

agroécosystèmes bananiers nous avons formulé les hypothèses suivantes : une plante de service qui couvre le sol en deux fois moins de temps que l'adventice peut effectuer une régulation rapide de l'adventice ; une plante de service qui couvre le sol en deux fois plus de temps que l'adventice peut effectuer une régulation lente de l'adventice si elle présente une stratégie de compétition efficace. Pour relier des densités à des vitesses de recouvrement du sol nous nous sommes basés sur les mesures dynamiques de l'envergure des espèces de l'expérimentation menée en plante isolée (Chapitre I). A partir de ces mesures nous avons établi une courbe logistique de croissance en envergure pour chaque espèce et ainsi nous avons calculé des temps théoriques de fermeture du couvert en fonction des distances entre plantes (et donc de la densité). Nous avons ainsi estimé les temps théoriques de fermeture du couvert par les adventices en couvert monospécifique, ce qui correspond aux traitements témoins. Dans notre modèle la plante est représentée par un cylindre et le couvert est considéré comme fermé lorsque l'envergure (le diamètre du cylindre) de chaque plante est suffisante pour qu'elle rencontre celle de ses voisines. Dans le cas de la régulation rapide, les fortes densités de culture des PdS ont été calculées pour que ces dernières couvrent le sol en deux fois moins de temps que l'adventice. Dans le cas de la régulation lente, les densités de culture des PdS ont été calculées pour que ces dernières couvrent le sol en deux fois plus de temps qu'il n'en faut à l'adventice.

Le choix des espèces

Nous disposons dans notre panel d'espèces de deux adventices ayant des stratégies de compétition contrastées (obstruction et étouffement faible) et de 17 espèces de plantes de service potentielles réparties en 4 stratégies de compétition aérienne : stratégie d'ombrage, stratégie d'obstruction, stratégie d'étouffement faible et stratégie d'étouffement fort. En plus de la stratégie d'étouffement qui se décline en un groupe « faible » et un groupe « fort » de manière significative, pour les deux autres stratégies de compétition le panel de plantes de services comprend aussi des espèces produisant peu ou beaucoup de biomasse aérienne. Or la biomasse détermine la demande en ressource d'une plante elle est donc déterminante de l'importance de la compétition. Elle est aussi largement utilisée dans les études sur la compétition comme un indicateur de performance (Aarssen and Keogh, 2002). Ainsi pour chaque adventice seront testées deux PdS représentantes de chaque stratégie de compétition : l'une à forte biomasse et l'autre à faible biomasse.

Le choix des espèces adventices

Deux adventices cibles *B. pilosa* (BP) et *M. charantia* (communément appelée Paroka, P), ont été choisies car elles font partie de la flore adventice présente dans les agroécosystèmes bananiers en Guadeloupe. Nous les avons caractérisées dans les chapitres précédents comme deux espèces fortement acquisitives pour la lumière car elles présentent toutes deux un fort SLA et un fort LAR. Néanmoins elles présentent des ports différents ce qui leur confère des stratégies de compétition pour la lumière différentes : stratégie d'obstruction pour *B. pilosa* qui a la capacité de produire des racines adventives sur ses branches et stratégie d'étouffement pour *M. charantia* qui est une liane capable de s'arrimer à un support. Ces deux adventices ont des biomasses plutôt faibles.

Le choix des espèces de plantes de service

Le choix des espèces de plantes de service à mettre en compétition avec les adventices a été fait selon différents critères. Notre objectif a été d'avoir dans la mesure du possible 2 représentantes par stratégie de PdS (forte « + » et faible « - » biomasse) et de choisir des espèces pour lesquelles la densité de plantation est réaliste économiquement par rapport à ce qu'utilisent les producteurs au champ en termes de nombre et de poids de graines.

Les espèces retenues dans chaque catégorie sont présentées dans le tableau suivant :

Stratégie +	<i>B. pilosa</i>		<i>M. charantia</i>
Stratégie -	Rapide = 20j	Lent = 79j	Rapide = 39j
Ombrage +	<i>R. communis</i>	<i>C. cajan</i>	<i>R. communis</i>
Ombrage -		<i>C. zanzibarica</i>	
Obstruction +	<i>B. ruziziensis</i>	<i>B. decumbens</i>	<i>B. ruziziensis</i>
Obstruction -	<i>V. unguiculata</i>	<i>A. pintoï</i>	<i>A. pintoï</i>
Etouffement +	<i>D. lablab</i>	<i>P. phaseolides</i>	<i>P. phaseolides</i>
Etouffement -	<i>C. pascuorum</i>	<i>N. wightii</i>	

Table 1 : Espèces de plantes de service mises en compétition avec les adventices *B. pilosa* et *M. charantia* selon les différentes modalités de régulation « rapide » et « lente » et les stratégies de compétition. Les chiffres indiqués après la modalité de régulation correspondent au nombre de jours impartis aux PdS pour fermer le couvert. « + » : représentant à forte production de biomasse d'une stratégie, « - » : représentant à faible production de biomasse d'une stratégie

Densités des adventices, des PdS et dates de mesure

Nous avons pu mesurer la densité moyenne de présence des deux adventices dans des parcelles de Guadeloupe. Nous avons utilisé ces valeurs de densité dans l'expérimentation pour se rapprocher le plus possible d'une situation réelle. La densité observée de BP au champ est de $d=8,2$ plantes/m² ce qui correspond pour cette espèce à un temps de fermeture du couvert estimé à 40 jours. Ainsi pour la modalité de régulation rapide de BP par une PdS à forte densité de plantation (= **modalité BPR**), la fermeture théorique du couvert par la PdS est attendue à 20 jours et les mesures sont effectuées à 50 jours après semis. Pour la modalité de régulation lente de BP par une PdS à faible densité de plantation (= **modalité BPL**), la fermeture théorique du couvert par la PdS est attendue à 80 jours et les mesures sont effectuées à 110 jours après semis. La densité de P au champ est de $d= 3,2$ plantes/m² ce qui correspond pour cette espèce à un temps de fermeture du couvert de 78 jours. Ainsi pour la modalité de régulation rapide de P par une PdS à forte densité de plantation (= **modalité PR**), la fermeture théorique du couvert par la PdS est attendue à 39 jours et les mesures sont effectuées à 69 jours après semis. Pour la modalité de régulation lente de P par une PdS à faible densité de plantation (= **modalité PL**), la fermeture théorique du couvert par la PdS est attendue à 156 jours et les mesures sont effectuées à 186 jours après semis. Le traitement de régulation « lente » n'a finalement pas été mis en place pour cette adventice, le temps théorique pour effectuer les mesures étant supérieur à 6 mois, cela n'était pas compatible avec le temps dédié à l'expérimentation.

Pour les PdS, en calculant la densité nécessaire de plantes à introduire au m² ainsi que ce que ça représentait en poids de graine par hectare, nous avons pu éliminer les situations non viables agronomiquement. Car comme précisé dans le paragraphe précédent nous faisons l'hypothèse que la densité utilisée doit être « réaliste » économiquement par rapport à ce qu'utilisent les producteurs au champ en termes de nombre et de poids de graines.

Nous avons limités, à dire d'expert, nos choix à des situations nécessitant moins de 100 plantes/m² et moins de 50 kg/ha. Le poids de graine par hectare est représentatif du coût de l'achat des semences qui sont vendu au kilo. Puis lorsque nous avons le choix entre plusieurs PdS nous avons choisi celle qui présentait le meilleur taux de recouvrement théorique de l'adventice. Parfois nous n'avons pas eu de PdS satisfaisant nos critères (voir Table1).

Le design et les conditions expérimentales

Nous avons fait cette expérimentation au champ, en microparcelles et selon un traitement additif pour évaluer la compétition inter-spécifique (Fig. 1). Pour chaque traitement nous avons évalué la taille des placettes expérimentales nécessaires en fonction des distances auxquelles devaient être plantées les PdS pour obtenir le recouvrement de la placette à la date voulue (voir table 2). Les placettes ont été placées aléatoirement dans 5 blocs représentant 5 répétitions pour les traitements concernant *B. pilosa* et 4 répétitions pour les traitements concernant *M. charantia*. L'expérimentation a été mise en place sur la station expérimentale du CIRAD de Neufchâteau en Guadeloupe (16°04'48''N, 61°35'53''W, altitude 263 m), pour une durée de 4 mois (12 mai – 12 sept. 2014) dans un champ de 0.25 ha précédemment en jachère, détruite chimiquement pour former un mulch avant le début de l'expérimentation. Le sol était un andosol. La germination des différentes plantes a été menée en pépinière pour maximiser le taux de germination et de levée des plantules. Les plantules ont ensuite été repiquées manuellement au champ au sein du mulch en respectant les distances calculées (Table 2). Pour BPR les semis ont été effectués le 12 mai 2014, les repiquages les 28 et 30 mai 2014 et les prélèvements entre le 30 juin et le 4 juillet 2014. Pour BPL les semis ont été effectués le 16 mai 2014, les repiquages les 12 et 13 juin 2014 et les prélèvements entre le 1^{er} et le 12 septembre 2014. Pour PR les semis ont été effectués le 14 mai 2014, les repiquages les 10 et 11 juin 2014 et les prélèvements entre le 21 et le 25 juillet 2014. Aucune fertilisation n'a été apportée. La bonne condition hydrique a été assurée par arrosage manuel quand cela a été nécessaire.

Modalité BP R

Traitement	Nb d'adventices	Nb de PdS	Distance entre PdS (cm)	Distance entre PdS et l'adventice centrale (cm)	Taille des placettes (m²)	Nb de phytomètre
BP seule	25	0	0	0	3,0625	1
RC	25	144	12,6	8,9	3,0625	1
BR	25	64	20,2	14,3	3,0625	1
N	25	36	22,1	15,6	3,0625	1
DL	25	100	17,1	12,1	3,0625	1
CP	25	196	11,7	8,3	3,0625	1

Modalité BP L

Traitement	Nb d'adventices	Nb de PdS	Distance entre PdS (cm)	Distance entre PdS et l'adventice centrale (cm)	Taille des placettes (m²)	Nb de phytomètre
BP seule	121	0	0	0	14,8225	16
CCG	25	4	28	39,6	3,0625	1
CZ	25	16	35,7	50,5	3,0625	1
BD	49	4	110,4	78,1	6,0025	9
AP	49	4	70	98,9	6,0025	9
PP	121	4	175,5	124,0	14,8225	16
NW	25	4	59,5	42,1	3,0625	1

Modalité P R

Traitement	Nb d'adventices	Nb de PdS	Distance entre PdS (cm)	Distance entre PdS et l'adventice centrale (cm)	Taille des placettes (m²)	Nb de phytomètre
P seule	25	0	0	0	7,84	1
RC	25	16	54,8	38,7	7,84	1
BR	25	16	66,6	47,1	7,84	1
AP	25	64	33,4	23,6	7,84	1
PP	25	4	72,8	51,5	7,84	1

Table 2 : Informations sur le dispositif mis en place pour les différentes modalités de régulation évaluées

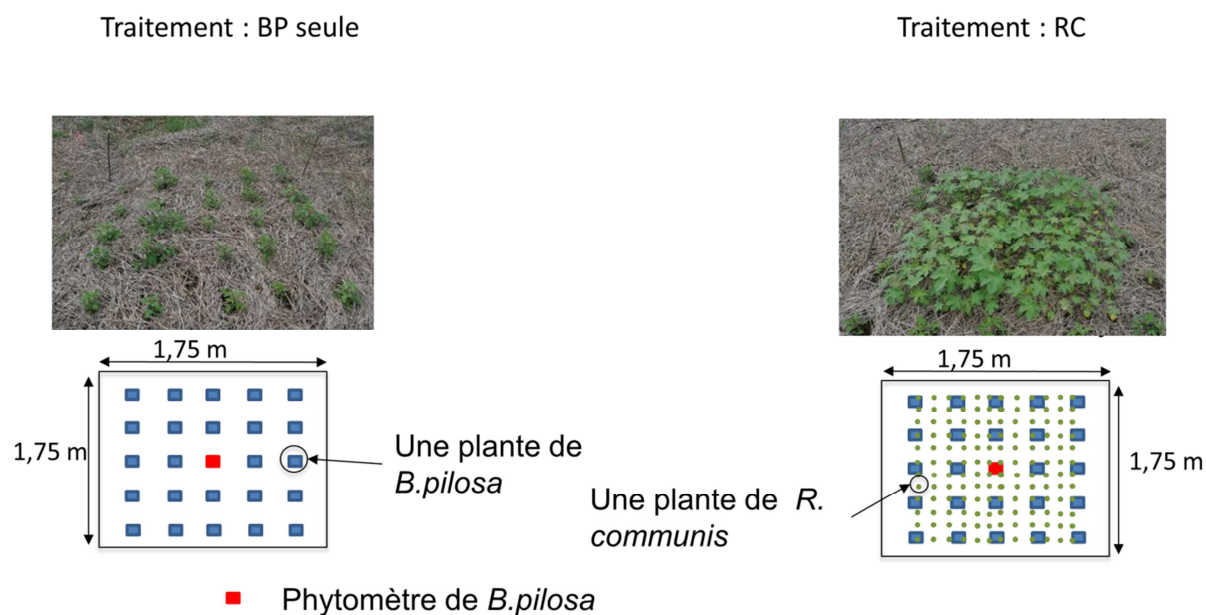


Fig. 1 : Schémas et photographies de microparcelles de la modalité régulation rapide de *B. pilosa*

Les traits mesurés sur les adventices et les plantes de service

Au sein de chaque placette se trouve une adventice centrale qui est considérée comme un phytomètre (Fig.1). C'est sur cette adventice centrale que sont effectuées toutes les mesures de traits de réponse des adventices. Pour les placettes les plus grandes (modalités BPL, voir Table2) il y a 9 adventices centrales sur lesquelles sont faites les mesures. Pour les PdS ce sont les quatre individus les plus proches de l'aventice qui sont considérés pour effectuer les mesures de traits d'effet.

Dans notre étude nous avons mesuré des traits d'effet de compétition pour la lumière (chapitre I), et nous considérons que les traits de réponse à la compétition sont les mêmes car ils impliquent les mêmes processus. Comme dans ce chapitre, nous étudions l'effet de compétition des PdS sur les adventices, les traits mesurés sur les PdS sont donc des traits d'effet et les traits mesurés sur les adventices sont des traits de réponse.

Les traits d'effet et de réponse que nous avons mesurés sur les individus sont ceux qui ont été présentés dans le Chapitre 1 à savoir les traits liés à l'acquisition et l'utilisation de la ressource lumière: la hauteur, l'envergure, la biomasse, la SLA, la teneur en matière sèche foliaire (leaf dry matter content, LDMC), le LARa, la proportion de masse foliaire (leaf mass

fraction, LMF) (voir § I.2.2 Chapitre I pour la bibliographie). Et nous avons réalisé des mesures de ‘valeur SPAD’ reflétant les teneurs en chlorophylle dans la feuille qui sont fortement reliées à l’azote foliaire et à l’absorbance de lumière (Evans, 1989; Evans and Poorter, 2001).

La hauteur et l’envergure des adventices et plantes de service ont été mesurées régulièrement tout au long de l’expérimentation : une fois par semaine les 6 premières semaines et toutes les deux semaines ensuite. Des mesures de valeur SPAD reflétant la teneur en chlorophylle ont été effectuées chaque semaine à l’aide d’un chlorophylle-mètre (SPAD-502Plus, Konica Minolta) à raison de 3 mesures par individus.

Les autres mesures ont été destructives et ont été effectuées un mois après la fermeture théorique du couvert en faisant l’hypothèse que cela nous permettrait d’observer un effet et une réponse compétitive de la part des différentes espèces. Nous avons prélevé un 1^{er} échantillon de feuille sur le dessus des plantes en suivant le protocole standardisé de Perez-Harguindeguy *et al.* (2013) pour la mesure de la SLA. Juste après la récolte, les feuilles sont placées dans un sac en plastique identifié contenant un tissu humide et conservé jusqu’au laboratoire dans une glacière pour un temps inférieur à 15 minutes. Au laboratoire après avoir retiré les pétioles, les limbes sont pesés, scannés à 200dpi (dot per inch) avec un scanner (Epson expression 10000XL Pro), séchés dans une étuve à 70°C pendant 48h puis pesés à nouveau. La surface des limbes a été mesurée avec WinRHIZO Pro 2009a software (Regent Instruments, Quebec, Canada). Le leaf dry matter content (LDMC) a été calculé en divisant la biomasse fraîche des limbes par leur biomasse sèche. La SLA a été calculée en divisant la surface des limbes par leur biomasse sèche. Le reste de la partie aérienne des plantes a été récolté puis séparé au laboratoire selon les différents organes présents : limbe, pétiole, tige, bourgeon. Nous avons mesuré la biomasse sèche aérienne totale ainsi que la biomasse de chacun des compartiments avant et après un passage de 48h à l’étuve à 70°C. Nous avons calculé le LMFa en divisant la biomasse sèche des feuilles par la biomasse sèche aérienne totale. La surface foliaire totale a été calculée en multipliant la biomasse sèche des feuilles par la SLA. Le LARa a été calculé en divisant la surface foliaire totale par la biomasse sèche aérienne totale.

Les analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées sous R 3.1.1 software ($\alpha = 0.05$) (Team, 2014). Des tests de Fligner ont été effectués pour évaluer l'homogénéité des variances des valeurs de traits par espèces et par traitements. Les tests de différence de moyenne ont été fait avec le test non paramétrique de Kruskal-Wallis en utilisant les fonctions de comparaison « kruskal » et de comparaison multiple « kruskal.test » du package « agricolae » (de Mendiburu, 2014) avec une correction FDR (false discovery rate). Ces tests ont été choisis car le nombre de répliquas était faible et les données étaient non paramétriques. Les corrélations entre traits ont été calculées selon le calcul de corrélation des rangs de Spearman. Des analyses en composantes principales ont été réalisées pour sélectionner les traits expliquant le plus la variabilité observée entre traitements.

RESULTATS

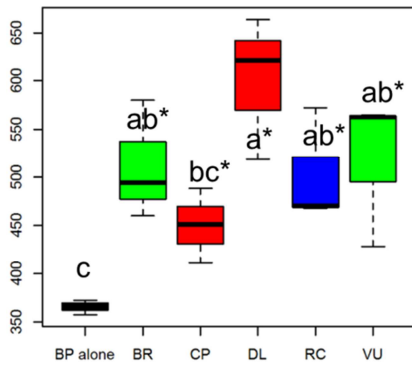
Les traits de réponses de l'adventice *B. pilosa* en culture mono- ou bi-spécifiques

Les traits de réponses de l'adventice *B. pilosa* présentant les plus grandes différences significatives entre traitements de PdS sont la surface foliaire spécifique (pour specific leaf area, SLA), la hauteur et la valeur SPAD reflétant la teneur en chlorophylle des feuilles (respectivement Fig. 2 A, B et C). On observe que *B. pilosa* présente une SLA qui augmente lorsqu'elle subit de la compétition des plantes de services. Le SLA est de $\sim 365 \pm 8 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ en l'absence de compétition avec une PdS. C'est en compétition avec *D. lablab* que le SLA de *B. pilosa* atteint sa valeur la plus grande ($\sim 600 \pm 75 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$). La hauteur de l'adventice a elle aussi augmenté en situation de compétition avec des plantes de service. En l'absence de compétition les plantes de *B. pilosa* ont atteint en moyenne 12 cm de hauteur tandis qu'en compétition avec *B. ruziziensis* et *D. lablab* elles ont dépassé les 20 cm de hauteur dans le même temps de croissance imparti. La hauteur des plantes de *B. pilosa* est significativement et positivement corrélée à la hauteur des plantes de service avec lesquelles elle était en compétition (corrélation de spearman de 0.76 et $p=0.001$) suggérant que la croissance en hauteur des adventices a été dépendante de la croissance en hauteur des plantes de service (Fig 2 F). Les valeurs SPAD mesurées, indicatives de la teneur en chlorophylle des feuilles ont été fortement diminuées par la présence des plantes de service. En l'absence de compétition avec les PdS les plantes de *B. pilosa* ont présenté des valeurs SPAD de 42.3 ± 5.5

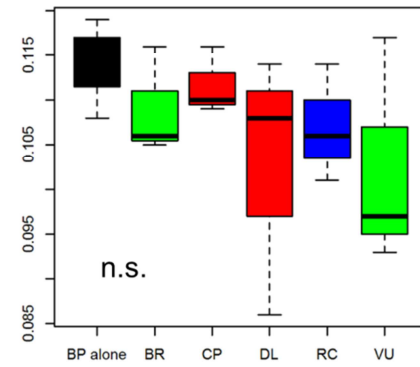
tandis qu'en compétition cette valeur a diminué notamment sous l'influence de *D. lablab* et *R. communis* (respectivement 28.5+/- 5,3 et 27.3+/-4,1).

Les autres traits mesurés (LDMC, LAR, LMF, poids de tiges) n'ont pas varié significativement en réponse à la compétition par les plantes de service. Néanmoins des tendances ont été observées sur les boxplots et mises en évidence sur une analyse en composantes principales. Sur les Fig 2 D E G H, on peut observer que le LAR et le poids sec des tiges de *B.pilosa* ont tendance à augmenter en compétition tandis que le LDMC et le LMF ont tendance à diminuer.

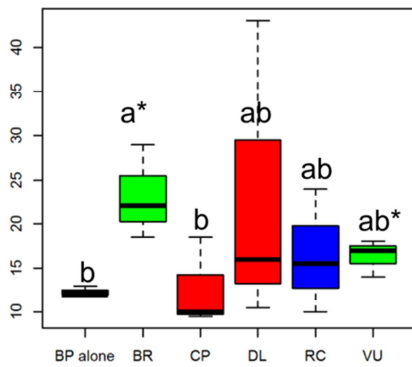
A Specific leaf area of *Bidens pilosa* (cm²/g)



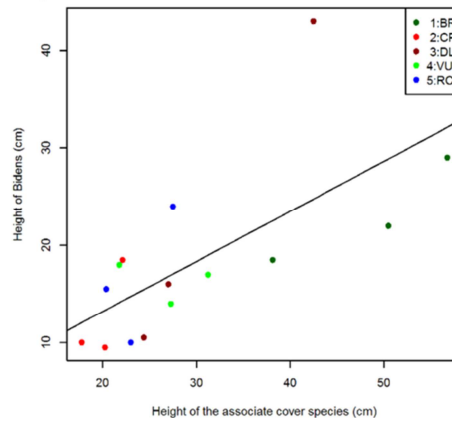
E Leaf dry matter content of *Bidens pilosa* (g/g)



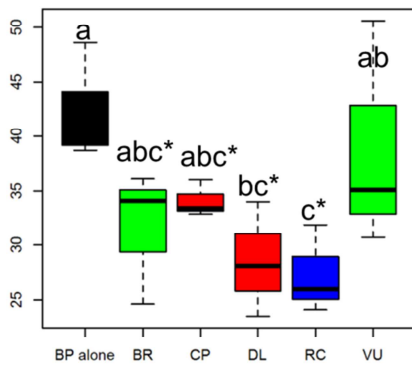
B Height of *Bidens pilosa* (cm)



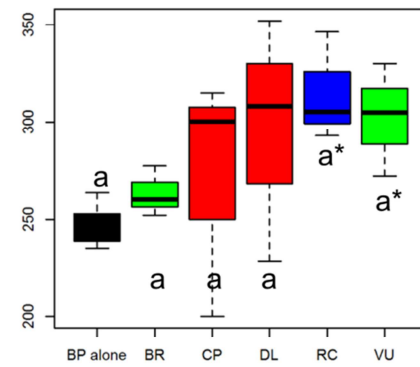
F Height spearman correlation coefficient= 0.76



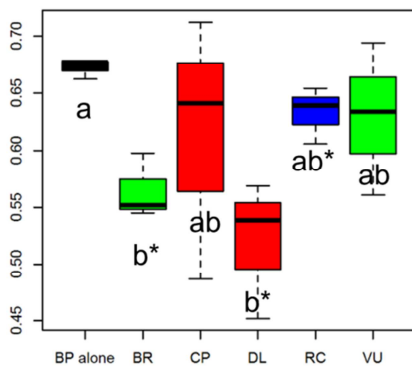
C SPAD value of *Bidens pilosa*



G Leaf area ratio of *Bidens pilosa* (cm²/g)



D Leaf mass fraction of *Bidens pilosa* (g/g)



H Stem dry biomass of *Bidens pilosa* (kg)

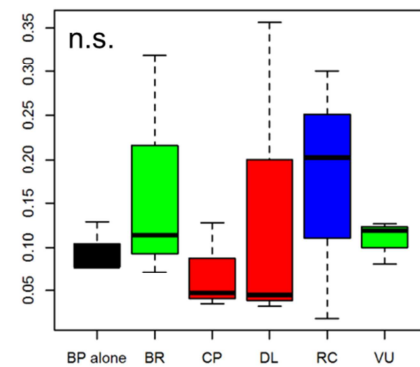


Fig. 2 Boxplot des différents traits aériens mesurés sur l'adventice *B. pilosa* cultivée seule ou avec différentes plantes de service. A) surface foliaire spécifique, B) Hauteur, C) la valeur SPAD reflétant la teneur en chlorophylle des feuilles, D) proportion de masse foliaire E) teneur en matière sèche des feuilles, F) Hauteur des adventices en fonction de la hauteur des plantes de services et droite de corrélation, G) rapport de surface foliaire, H) biomasse sèche des tiges. Pour les noms des espèces voir la liste des abréviations. La stratégie d'étouffement des PdS est représentée en rouge, la stratégie d'obstruction est représentée en vert, la stratégie d'ombrage est représentée en bleue. Les lettres correspondent à des groupes statistiquement différents obtenus en faisant un test de Kruskal-Wallis sur les six traitements. Une étoile indique que le traitement est significativement différent du traitement de référence BP alone selon un test de Kruskal-Wallis sur les deux traitements.

Les corrélations entre traits de réponse de l'adventice et l'analyse en composante principale

L'analyse en composantes principales basées sur les valeurs des six des traits de réponse de l'adventice présentés dans les boxplots de la Fig. 3 a permis d'expliquer 82 % de la variabilité totale des valeurs de traits. L'axe 1 explique 52 % de cette variabilité et oppose les traits de leaf dry matter content et de valeur SPAD reflétant la teneur en chlorophylle, à gauche sur le cercle des corrélations Fig 3 A, aux traits de specific leaf area et de leaf area ratio à droite sur la Fig3A avec des contributions à l'axe 1 respectives de 22, 17, 22 et 25 %. L'axe 2 explique 30 % de la variabilité totale et ce sont les traits de hauteur et de poids sec des tiges qui contribuent à cet axe respectivement à hauteur de 43 et 35 %. Cette répartition provient notamment des corrélations suivantes : la hauteur et le poids sec des tiges ont un coefficient de corrélation de Spearman (ρ) de 0.72, la SLA et le LAR sont positivement corrélés entre eux ($\rho=0.63$) ainsi que le LDMC et la valeur SPAD reflétant la teneur en chlorophylle ($\rho=0.56$). On retrouve aussi des corrélations négatives entre SLA et LDMC ($\rho=0.65$), SLA et la valeur SPAD reflétant la teneur en chlorophylle ($\rho=0.78$), LAR et LDMC ($\rho=0.63$) et LAR et la valeur SPAD reflétant la teneur en chlorophylle ($\rho=0.73$).

La Fig. 3 B présente les individus de l'adventice *B. pilosa* selon leur valeur de traits de réponse et les ellipses précisent les traitements auxquels ils étaient associés. On observe que les individus et les traitements forment un continuum d'en bas à gauche de la figure pour *B. pilosa* en l'absence de compétition jusqu'en haut à droite pour *B. pilosa* en compétition avec

D. lablab. Les plantes de *B. pilosa* en l'absence de compétition présentent un fort LDMC ainsi qu'une forte valeur SPAD reflétant la teneur en chlorophylle, un faible SLA, un faible LAR, une faible hauteur ainsi qu'un faible poids sec de tige. A l'opposé les plantes de *B. pilosa* mis en culture en compétition avec des plantes de service présentent un faible LDMC, une plus faible valeur SPAD reflétant la teneur en chlorophylle, une plus forte hauteur et un plus grand poids sec de tige ainsi que de plus fortes valeurs de SLA et LAR. Les traitements avec PdS ayant eu le plus d'effet sur les traits des *B. pilosa* sont ceux les plus éloignés du traitement en l'absence de compétition, à savoir les traitements de mise en compétition avec *D. lablab*, *B. ruziziensis* et *R. communis*. Les projections des traitements sont significativement différentes selon l'axe 2 (pv =0.047) mais pas selon l'axe 1 (pv =0.485). Nous ne pouvons pas conclure sur d'éventuels effets des PdS dus à leur stratégies de compétition respectives, les valeurs de traits de *B. pilosa* ne sont pas significativement différents entre les stratégies de compétition des plantes voisines. De plus on ne peut pas conclure sur une éventuelle régulation de *B. pilosa* par les PdS car celle-ci est habituellement mesuré sur des variations de biomasse. Dans cette expérimentation il n'y a pas eu d'effet significatif des PdS sur la biomasse de l'adventice (pv=0.927).

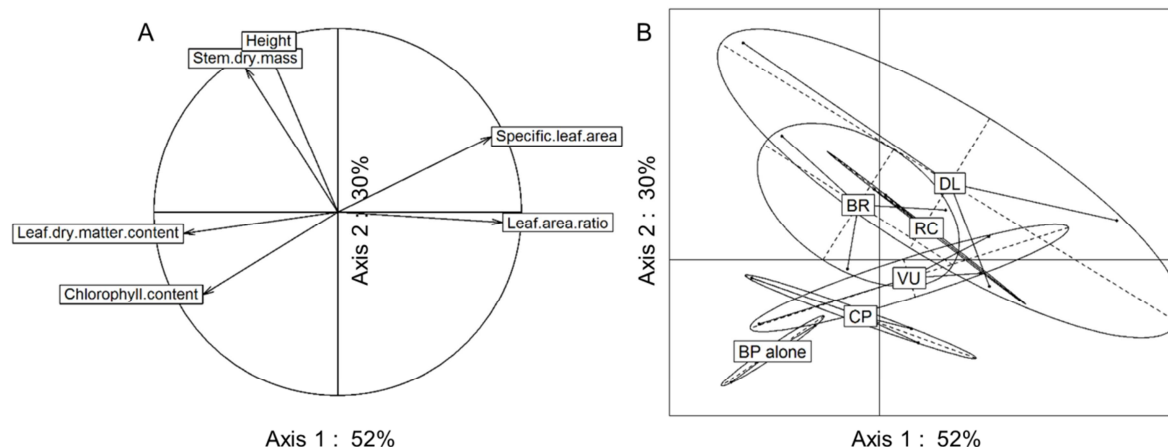


Fig. 3. Analyse en composantes principales réalisées sur les traits de l'adventice *B. pilosa* cultivée seule ou avec différentes plantes de service. A) Cercle des corrélations, B) projection en ellipse des différents traitements de mise en culture de l'adventice.

Les traits d'effet des plantes de service mises en compétition avec l'adventice *B. pilosa*

Les PdS auxquelles les traits de l'adventice ont le plus répondu et donc qui ont eu le plus d'effet sur la croissance des adventices *B. pilosa* sont *D. lablab*, *B. ruziziensis* et *R. communis*. Parmi les traits d'effet mesurés sur les individus des plantes de service, le LAR et le SLA présentent des différences significatives entre espèces. Le LAR (Fig 4 A) est plus élevé pour les espèces *D. lablab*, *B. ruziziensis* et *R. communis* (moyennes supérieures à 215 cm².g⁻¹) que pour les espèces *C. pascuorum* et *V. unguiculata* (moyennes respectives à 151+/-12 et 188+/-11 cm².g⁻¹). De la même façon ces trois espèces ont présenté un SLA plus fort (moyennes supérieures à 360 cm².g⁻¹) que *C. pascuorum* et *V. unguiculata* (moyennes respectives à 253+/-21 et 286+/-17 cm².g⁻¹) (Fig 4B). Les traits d'effets observés après 50 jours de croissance ne sont pas différents entre PdS de stratégies de compétition différentes.

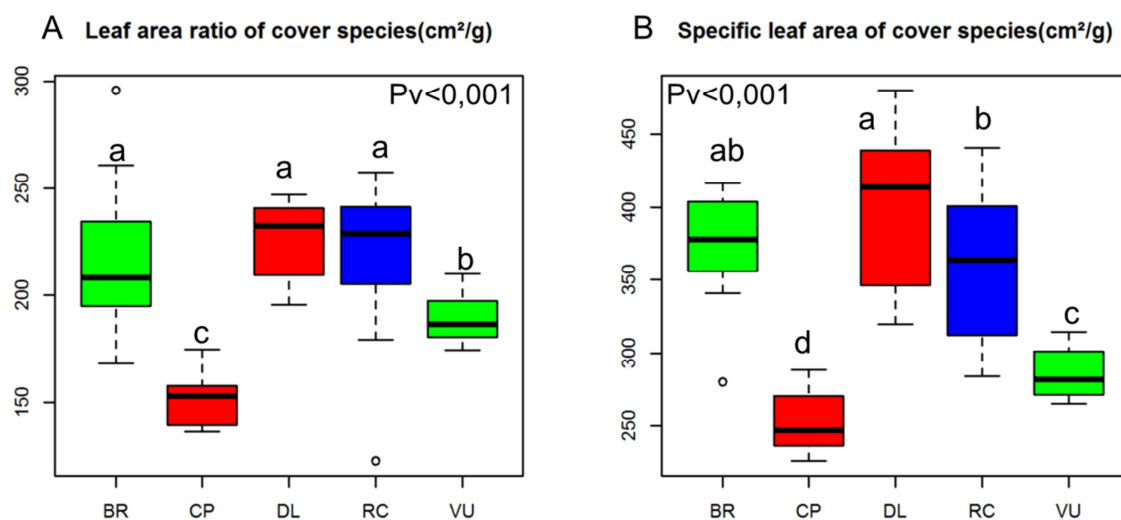


Fig. 4. Boxplot des traits aériens A) rapport de surface foliaire et B) surface foliaire spécifique mesurés sur les plantes de service mises en compétition avec l'adventice *B. pilosa*. Pour les noms des espèces voir la liste des abréviations. La stratégie d'étouffement des PdS est représentée en rouge, la stratégie d'obstruction est représentée en vert, la stratégie d'ombrage est représentée en bleue. Les lettres correspondent à des groupes statistiquement différents obtenus en faisant un test de Kruskal-Wallis sur les cinq traitements.

DISCUSSION

Les traits de réponse de l'adventice

D'après les résultats obtenus pour la modalité de régulation « rapide » de l'adventice *B. pilosa*, les traits de l'adventice ayant le plus répondu à la compétition inter-spécifique sont la hauteur et la valeur SPAD reflétant la teneur en chlorophylle des feuilles. En compétition avec des plantes de service l'adventice a modifié sa croissance par rapport à la croissance observée en culture monospécifique. La croissance en hauteur est un phénomène que l'on retrouve souvent dans les réponses à la diminution de ressource lumière avec des expérimentations d'ombrage des plantes ou de compétition (Falster and Westoby, 2003; Bittebiere and Mony, 2015; Lipowsky *et al.*, 2015). Dans notre cas la modification de la hauteur de l'adventice est corrélée à la hauteur de la plante de service qui l'ombre. Cela laisse supposer que l'adventice s'adapte à son environnement pour chercher la lumière et essayer de continuer à acquérir la lumière nécessaire à sa croissance. La valeur SPAD reflétant la teneur en chlorophylle des feuilles des adventices a fortement chuté en présence d'une plante de service. Cela montre que la plante est stressée mais plusieurs éléments pourraient en être à l'origine, comme un stress lumineux ou un stress hydrique.

De manière générale on observe que pour l'adventice en compétition, le LDMC et la valeur SPAD reflétant la teneur en chlorophylle diminuent tandis que la SLA, le LAR, la hauteur et la biomasse allouée aux tiges augmentent. La variation opposée de SLA et LDMC est exprimée par une corrélation négative qui est en accord avec de nombreux résultats d'études (Wilson *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2004; Vile *et al.*, 2005). De plus la covariation de la hauteur et de la biomasse sèche des tiges est cohérente avec le fait d'augmenter la biomasse des tiges pour pouvoir augmenter la hauteur de la plante et assurer son maintien. Les différentes PdS ont impacté les mêmes traits de réponse de l'adventice, avec une amplitude différente. On observe une réponse « commune » quelle que soit la stratégie de compétition de la plante de service à laquelle l'adventice est confrontée. La biomasse n'a pas été affectée, on ne peut donc pas parler de véritable régulation de l'adventice sur la durée de l'expérimentation. La variation positive de SLA sous ombrage correspond à ce qui a été montré dans la littérature (Violle *et al.*, 2009; Garnier and Navas, 2013).

Les stratégies de compétition et les traits d'effet des plantes de service

Comme révélé par les résultats nous ne pouvons pas conclure quant aux effets des différentes stratégies de compétition de plantes de service. Nous supposons que la durée d'expérimentation était trop courte pour que les effets des stratégies soit visibles et faisons l'hypothèse que la principale explication est que les espèces après 50 jours de croissance n'ont pas encore acquis les caractéristiques que l'on a observées dans le chapitre 1 après 6 mois de croissance et qui ont permis de leur attribuer une stratégie de compétition.

D'après les résultats obtenus pour la modalité de régulation « rapide » de l'adventice *B. pilosa*, les plantes ayant eu le plus d'effet sont *D. lablab*, *B. ruziziensis* et *R. communis*. Ces trois espèces appartiennent à des stratégies de compétition différentes mais ont toutes en commun le fait de produire une importante biomasse (« stratégie + », tableau dans M&M). Dans cette expérimentation on a observé que ces trois espèces avaient pour caractéristiques une forte SLA et un fort LAR, et donc qu'elles produisaient une importante surface foliaire en proportion de leur biomasse. Ces caractéristiques, observées après 50 jours de croissance, sont celles de plantes ayant une forte capacité d'acquisition de la lumière. D'après les théories d'écologie ces plantes ont une stratégie « acquisitrice ». L'observation de ces deux traits à ce stade précoce de croissance laisse penser que le SLA et le LAR pourraient être de bons indicateurs de la capacité des plantes de service à réguler les adventices car ces traits sont liés respectivement à une croissance rapide et une grande surface foliaire développée par unité de biomasse qui témoignent de la mise en place rapide d'un couvert étendu. Or cette phase d'installation est cruciale dans les relations de compétition pour la lumière car comme expliqué au § I.2.a de l'introduction générale cette ressource est asymétrique et la position des plantes dans les strates du couvert sont déterminantes. Dans cette expérimentation cela correspond à des valeurs de SLA et LAR supérieures à $350 \text{ cm}^2.\text{g}^{-1}$ et $200 \text{ cm}^2.\text{g}^{-1}$ respectivement.

Les limites de l'étude

De fortes pertes au champ pour les modalités de régulation lente de *B. pilosa* et de régulation rapide de *M. charantia* ne nous ont pas permis d'effectuer de traitements statistiques convenables des données recueillies. Ceci a été principalement dû i) à des aléas climatiques, ii) à des densités trop faibles et iii) à des durées d'expérimentation trop courtes. Nous avons notamment dû faire face à des problèmes de sécheresse lors du repiquage des plantules ce qui a engendré une forte mortalité. Malgré le remplacement des plantules mortes certaines

placettes n'ont pas pu être prélevées par manque de l'adventice cible centrale ou manque des plantes de service cibles. De plus les pas de temps choisis se sont révélés trop courts pour observer une régulation des adventices comme l'atteste la biomasse qui n'a pas été affectée par la compétition. La croissance réelle des plantes a été assez éloignée de la croissance théorique simulée en amont et les taux de recouvrement des placettes par les plantes de service n'ont pas été atteints. Pour la modalité de régulation lente là aussi le pas de temps était trop court pour observer un effet sur la biomasse de l'adventice et les densités de plantes de service utilisées étaient trop faibles.

Il serait intéressant de remettre en place cette expérimentation car les questions n'ont été que très partiellement traitées. Pour augmenter les chances de réussite il serait intéressant d'augmenter les temps de l'expérimentation et de conserver uniquement la modalité densité forte des adventices. Pour faciliter le travail de terrain on pourrait envisager cette expérimentation en placettes plus étendue au sein desquelles les plantes ne serait pas repiquées une à une à des distances précises mais plutôt semées avec un semoir mécanique en assurant la densité par le nombre de graines au m² utilisées pour chaque espèces, pour que le travail soit moins fastidieux et éviter les problèmes de reprise des plantes après le repiquage. De plus dans chaque grand placette correspondant à un traitement, c'est-à-dire une PdS, plusieurs prélèvement dans des quadrats pourraient être effectués pour mesurer les traits des PdS et des adventices avec plusieurs répétitions. Il apparait indispensable de garder des cultures monospécifiques d'adventice comme traitement témoin pour évaluer l'effet des PdS, il pourrait être envisagé de mettre en place des cultures monospécifiques de PdS pour évaluer l'effet des adventices sur les PdS.

CONCLUSION du Chapitre III

Dans ce chapitre nous avons voulu tester les interactions entre stratégies de compétition pour établir les effets compétitifs de chaque stratégies de PdS en fonction de la stratégie de l'adventice cible. Pour cela nous avons mesurés les traits de réponse de l'adventice cible et mis en évidence que pour *B.pilosa* qui a une stratégie de compétition aérienne d'obstruction et un port semi-érigé-rampant, les traits qui ont le plus répondu à la compétition sont la surface foliaire spécifique et la hauteur végétative qui ont augmenté et la valeur SPAD qui est un proxy de la teneur en chlorophylle des feuilles qui a diminuée dans les traitements bispécifiques par rapport au traitement monospécifique. Les traitements bispécifiques qui ont provoqué les plus grandes variations des traits de réponse de l'adventice sont ceux composés de *D. lablab*, *R. communis* et *B. ruziziensis*. Ces trois PdS ont des stratégies de compétition contrastées mais ont comme traits d'effet communs, un fort LAR, un fort SLA. Nous ne pouvons donc pas conclure quant aux relations hiérarchiques qui pourraient s'établir entre plantes de stratégies différentes, mais nous avons identifié les traits de réponse principaux de l'adventice *B.pilosa* et peut-être révélé le LAR et la SLA comme deux indicateurs au stade de croissance précoce de PdS développant de fortes aptitudes à la compétition après six mois de croissance.

Malgré le peu de résultats obtenus lors de cette expérimentation nous pensons que l'intérêt d'étudier les PdS selon leurs traits fonctionnels liés à la compétition est grand car cela permet de comparer les plantes et d'adapter le choix de la PdS aux services recherchés. L'approche par des stratégies de compétition et l'étude des interactions de compétition en fonction des stratégies de compétition des espèces est elle aussi intéressante et cela vaudrait le coup de relancer des expérimentations en ce sens car cela permettrait de simplifier les raisonnements pour choisir et associer deux espèces si l'on pouvait prévoir l'issue de la compétition en connaissant les stratégies de compétition des espèces.

CHAPITRE IV

DISCUSSION GENERALE

Correspondance entre les stratégies de compétition identifiées et les stratégies établies en écologie

Les travaux menés dans cette thèse ont permis de caractériser des stratégies d'acquisition de ressources aériennes et souterraines d'un panel d'espèces afin d'établir leur potentiel compétitif pour les ressources de l'agrosystème bananier et ainsi identifier les espèces susceptibles de fournir un service de régulation des adventices dans différentes périodes du système de culture. Nous avons caractérisé, en plus des PdS, deux cultivars de bananier utilisés dans les systèmes de culture actuels et futurs ainsi que deux espèces adventices présentes dans l'agrosystème. Pour ce faire nous avons mobilisé le concept des traits fonctionnels développé en écologie et les méthodes de mesures et statistiques associées. Cette approche est très largement utilisée en écologie mais son application en agronomie pour la conception de système de culture et de choix de PdS est originale et récente (Fried *et al.*, 2012; Damour *et al.*, 2014a; Tribouillois *et al.*, 2015).

En écologie fonctionnelle (voir Garnier and Navas (2013) pour une revue de la diversité fonctionnelle des plantes) les stratégies adaptatives se répartissent selon 3 axes de variations fondamentaux liés à

- La gestion des ressources
- L'aptitude à la compétition
- Les capacités de régénération

La gestion des ressources repose sur les traits du syndrome économique foliaire (ou leaf economic spectrum (Wright *et al.*, 2004)) et décrit un compromis fondamental entre acquisition et conservation des ressources. L'aptitude à la compétition dépend de la stature de la plante et plus particulièrement de la hauteur végétative. Les capacités de régénération reposent sur les traits liés à la graine et particulièrement à son poids.

Dans notre étude, nous avons considéré que la stratégie de compétition est liée à des traits dépendant à la fois de la stature (hauteur, envergure, port) de la plante et de l'acquisition des ressources car la compétition peut être à la fois directe, par contact entre les plantes, et indirecte, par partage d'une ressource commune aux plantes. Nous avons donc mesuré des traits communs à ceux des stratégies écologiques mais en y ajoutant des caractéristiques qui vont nous permettre de déterminer des « stratégies de compétition ».

Grâce à l'utilisation des traits fonctionnels, nous avons pu classer les espèces indépendamment de leur taxonomie, selon leur stratégie de compétition aérienne et souterraine. Nous avons montré que les espèces avec des statures différentes peuvent présenter des stratégies d'acquisition de ressources différentes. A la fois lors de la

caractérisation aérienne et de la caractérisation souterraine nous avons retrouvé un axe de gestion des ressources qui oppose les plantes ayant une acquisition rapide des ressources et celles ayant une conservation efficace des nutriments. En effet lors de la caractérisation aérienne des plantes vis-à-vis de la compétition pour la lumière nous avons identifié des corrélations négatives entre traits qui expriment les compromis entre espèces comme entre la surface spécifique foliaire (SLA) et la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC), qui témoigne du compromis entre acquisition rapide et conservation efficace de nutriments révélé dans le syndrome économique foliaire (Garnier *et al.*, 1997; Wright *et al.*, 2004). Nous avons aussi relié les traits liés à la stature comme la hauteur à ceux liés à l'utilisation des ressources comme le ratio entre la surface foliaire totale et la biomasse aérienne d'une plante (LAR). La corrélation négative entre ces traits témoigne d'un compromis entre l'investissement de nutriments aux structures de soutien pour favoriser la croissance en hauteur et favoriser l'accès à la lumière et l'investissement de nutriments pour la production de surface de feuilles pour augmenter la surface de captation de lumière (Wyka *et al.*, 2013).

De même lors de la caractérisation souterraine des plantes vis-à-vis de la compétition pour les ressources du sol, nous avons identifié des corrélations négatives entre traits comme entre la surface racinaire spécifique (specific root area, SRA) et diamètre moyen des racines entre espèces qui témoigne du compromis connu entre acquisition rapide et conservation efficace de nutriments dans le syndrome économique racinaire en écologie (Roumet *et al.*, 2006; Fort *et al.*, 2014). Nous avons aussi identifié une corrélation négative entre des traits liés à l'occupation du sol comme la zone médiane de sol explorée (qui est le produit de la profondeur d'exploration médiane et de la largeur d'exploration médiane) et des traits liés à l'exploration du sol comme la densité d'impact racinaire moyenne et qui témoigne d'un compromis entre une exploration d'un grand volume de sol et la production d'un grand nombre de racines par volume de sol (Berntson, 1994).

Il apparaît aussi intéressant de repérer la place des espèces en fonction de leur rôle agronomique (bananiers pour la production, plantes de service pour la régulation et adventices comme bioagresseurs) sur les axes écologiques. On constate qu'aussi bien pour la compétition pour la lumière que pour la compétition pour les ressources du sol, la disposition de ces trois « groupes d'espèces » est la même. Les bananiers sont à l'extrémité de l'axe de gestion des ressources du côté de la stratégie écologique « conservative », les adventices sont à l'autre extrémité de l'axe du côté de la stratégie écologique « exploitative », et les plantes de services sont disposées le long de l'axe entre ces deux extrêmes. On peut faire l'hypothèse que les bananiers sont du côté de la stratégie écologique « conservative » car ils ont été sélectionnés

pour leur production ce qui aurait pu favoriser la conservation des nutriments pour assurer le remplissage des fruits. Ainsi en se basant seulement sur cet axe de gestion on peut penser qu'on ne trouvera pas d'espèce qui ait de meilleures aptitudes à l'acquisition des ressources que les adventices. Cependant, en considérant les stratégies de compétition identifiées dans les chapitres I et II qui prennent en compte des traits liés à l'occupation de l'espace (hauteur, envergure, port) et à l'occupation du sol (densité d'impact racinaire, profondeur, largeur), on observe que les PdS peuvent avoir d'autres avantages compétitifs i) vis-à-vis de la lumière pour les PdS ayant une stratégie d'étouffement avec forte biomasse et ii) vis-à-vis des ressources du sol pour les PdS ayant une stratégie d'interception.

En écologie aujourd'hui si les syndromes économiques foliaires et racinaires sont clairement mis en évidence, la discussion est encore vive autour des potentiels liens entre les deux et d'un syndrome global à l'échelle de la plante entière (Freschet *et al.*, 2010; Mommer and Weemstra, 2012; Reich, 2014). Dans le chapitre 2 nous avons étudié les corrélations entre traits racinaires et traits aériens sans trouver de liens corroborant l'hypothèse d'une stratégie globale, c'est-à-dire une stratégie regroupant les mêmes capacités « exploitative » ou « conservative » de compétition pour la lumière et les ressources du sol à l'échelle de la plante entière. Dans notre cas la SLA et la SRA ne sont pas corrélés. C'est d'autant plus explicite si l'on fait une ACP considérant à la fois les traits utilisés pour décrire la compétition aérienne et ceux relatifs à la compétition souterraine car on observe (Fig. 5 ci-dessous) que les traits souterrains sont corrélés à l'axe 1 qui explique 31% de la variabilité totale et que les traits aériens sont corrélés à l'axe 2 qui explique 27% de la variabilité totale. Les espèces ne sont pas réparties le long d'un continuum opposant d'un côté les espèces à stratégie « exploitative » et de l'autre des espèces à stratégie « conservative », au contraire les espèces présentent des syndromes de traits contrastés (Fig. 5 B) et il n'y a pas de correspondance stricte entre les stratégies de compétition pour les ressources du sol qui se répartissent le long de l'axe 1 (Fig. 5 C) et les stratégies de compétition pour la lumière qui se répartissent le long de l'axe 2 (Fig. 5 D). Cela est cohérent avec les résultats de caractérisation obtenu par Chanteloup (2013) dans le chapitre I de sa thèse.

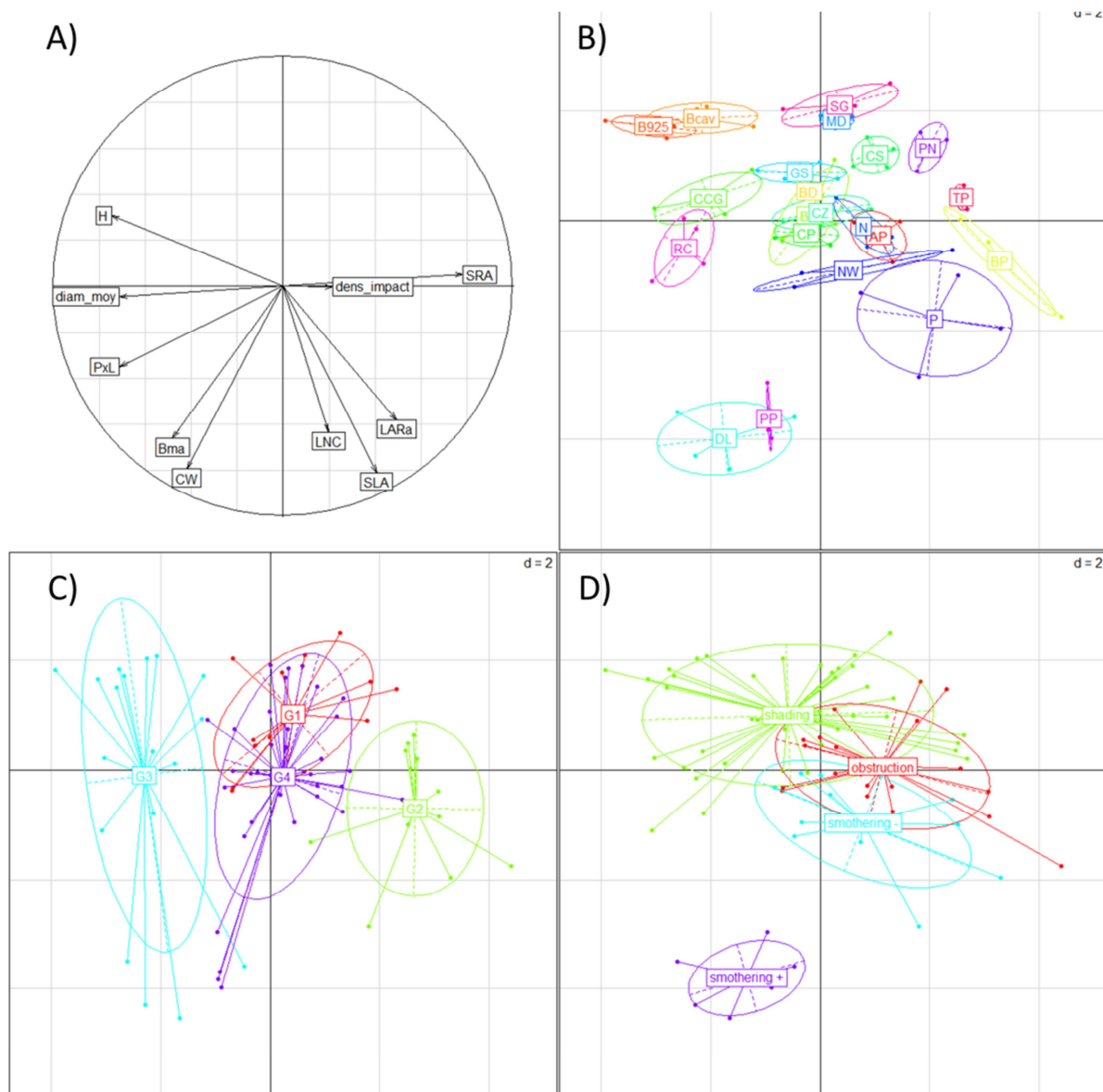


Fig. 5 : Analyse en composante principale sur les 10 traits ayant permis de définir des stratégies aériennes et souterraines. A) Cercle des corrélations, B) Projection des espèces sur les deux axes principaux, C) Projection des stratégies de compétition pour les ressources du sol, D) Projection des stratégies de compétition pour la lumière. H= hauteur, diam_moy = diamètre racinaire moyen, PxL= surface médiane de sol explorée par les racines, Bma= biomasse sèche de la partie aérienne des plantes, CW= envergure, LNC=teneur en azote des feuilles, SLA=surface foliaire spécifique, LARa= ratio entre la surface foliaire totale et la biomasse sèche aérienne totale, dens_impact = nombre d'impact racinaire par unité de surface de sol explorée, SRA=surface racinaire spécifique. G1=stratégie d'interception, G2=stratégie d'exploitation, G3=stratégie d'exploration, G4=stratégie neutre

L'intérêt des traits fonctionnels et des stratégies pour étudier la compétition entre espèces d'un agrosystème

Nous avons choisi d'étudier les espèces d'un agrosystème par la méthode des traits fonctionnels pour pouvoir comparer les aptitudes des espèces à fournir un service écosystémique. Cette méthode offre la possibilité de comparer un grand nombre d'espèces avec peu d'indicateurs, les traits. En se plaçant dans un agrosystème particulier, ici le système de culture bananier, notre objectif n'est pas d'appliquer cette méthode à un gradient environnemental, comme il est fait classiquement en écologie. L'agrosystème est un milieu très perturbé par l'homme où les différentes phases du système de culture ne sont pas représentatives d'un gradient mais de situations contrastées dans lesquelles les ressources varient. La compétition apparaît lorsqu'au moins une ressource est limitante à la croissance de plusieurs plantes. Elle conduit à une diminution de la croissance pouvant aboutir à la mort d'individus. Pour prévoir l'issue de la compétition entre deux plantes il est utile de connaître pour chacune son aptitude à acquérir une ressource (trait d'effet) et son aptitude à poursuivre sa croissance et survivre malgré une diminution de ressource disponible (trait de réponse). Dans ce travail nous avons fait les hypothèses que :

- i) les aptitudes d'une plante à acquérir une ressource peuvent être mesurées par l'intermédiaire de traits d'effet et les aptitudes d'une plante à survivre malgré une diminution de ressource peuvent être mesurées par l'intermédiaire de traits de réponse.
- ii) une stratégie de compétition résulte de ces deux types d'aptitudes,
- iii) connaître les stratégies des plantes et les relations de compétition entre stratégies pourrait permettre de prévoir l'issue de la compétition entre deux plantes.

Nous avons effectivement caractérisé un panel de plantes selon leurs traits d'effet mais la caractérisation des traits de réponse n'a pas abouti en raison de difficultés expérimentales. Nous avons alors défini des stratégies de compétition basées uniquement sur des traits d'effets. Comme notre objectif était avant tout de caractériser les PdS et ce qui nous intéresse avant tout est leur effet sur l'écosystème, ces difficultés n'ont pas remis en cause la pertinence de notre étude.

On peut imaginer que si l'on étudie les traits des plantes de chaque stratégie en compétition avec des plantes caractérisées elles aussi par leur stratégie et que cette compétition aide à la régulation d'une plante (adventice) par une autre plante (PdS), on pourra mettre en évidence dans chaque cas les traits d'effets qui ont eu un rôle majeur dans la régulation. Cependant nos

expérimentations ne nous ont pas permis de conclure sur ce point pour deux raisons majeures. Nous avons eu des problèmes de reprise des plantes après le repiquage au champ. Nous n'avons pas assez bien calibré notre expérimentation en termes de durée pour obtenir une régulation (i.e. une diminution de la croissance estimée par la biomasse) d'une espèce par le processus de compétition généré par une espèce voisine. Le peu de résultats obtenus encourage tout de même à continuer sur cette voie car nous avons pu identifier deux traits d'effet qui semblent déterminants dans la régulation des adventices. Un fort SLA et un fort LAR étaient les deux attributs communs aux PdS qui ont eu le plus d'effet sur l'adventice lors de l'expérimentation. On peut faire l'hypothèse qu'au-delà de leurs stratégies les PdS qui présentent un fort LAR et SLA lors de la phase précoce de croissance ont un avantage compétitif supplémentaire pour réguler l'adventice *Bidens pilosa* car elles développent une forte surface foliaire rapidement. Mais il faudrait faire une expérimentation sur un pas de temps plus long pour confirmer si ces traits jouent effectivement un rôle de régulation.

L'expérimentation de mise en compétition des espèces en fonction de leur stratégie nous a aussi montré que les principaux traits de réponse de l'adventice *Bidens pilosa* impliqués dans la réponse à la compétition générés par les PdS étaient la hauteur et la valeur SPAD reflétant la teneur en chlorophylle de la feuille. Ceci nous laisse penser qu'il est indispensable de déterminer les traits de réponse des différentes stratégies car on peut supposer que l'adaptation de hauteur de l'adventice en fonction de la hauteur de la PdS avec laquelle elle était en concurrence a contribué à réduire ou à retarder l'impact des PdS pour réguler la croissance de l'adventice. L'adventice a adapté sa hauteur pour réduire la compétition pour la lumière engendrée par les PdS. Il serait intéressant de voir si d'autres espèces de la stratégie d'obstruction (comme *B.pilosa*) présentent les mêmes traits de réponse et la même plasticité de ces traits, et plus généralement les liens entre stratégie d'effet et stratégie de réponse.

Connaitre les relations entre stratégies de compétition permettrait de simplifier la compréhension des règles d'assemblage et de compétition qui régissent la coexistence ou l'exclusion des plantes et prévoir l'issue de la compétition.

On peut se demander tout de même si l'état de domestication des espèces ne va pas conditionner leur appartenance à une stratégie particulière. Dans notre panel, seules deux espèces étaient des adventices des bananiers, les autres étaient des espèces plus ou moins domestiquées par l'homme. On peut se demander si ces espèces domestiquées peuvent présenter des aptitudes similaires à celles des espèces sauvages. Le panel d'espèces étudiées était composé de deux espèces adventices « sauvages », de deux variétés sélectionnées de bananiers et de différentes PdS plus ou moins domestiquées (ex ; *T.patula* cultivée et

sélectionnée pour ses fleurs, *V. unguiculata*, cultivé et sélectionné pour ses grains comestibles). Nous n'avons pas pu comparer les espèces domestiquées avec leur équivalent sauvage comme l'a fait Tribouillois *et al.* (2015), mais nous avons observé la répartition des espèces selon leurs valeurs de SLA et LDMC. Des espèces très domestiquées notamment les bananier, TP et N se trouvaient en dessous de la courbe de Garnier *et al.* (2001) (Fig. 1 B chapitre I), c'est-à-dire que pour leur valeur de SLA mesurée on se serait attendu à une plus forte valeur de LDMC. Ceci est en accord avec ce qui a été observé par Tribouillois *et al.* (2015), à savoir des plantes domestiquées ont vu au fil de la sélection une forte diminution de leur valeur de LDMC mais sans pour autant être accompagné d'une très forte augmentation de leur SLA.

Lors de la caractérisation des espèces vis-à-vis de l'acquisition et de l'utilisation de la lumière et des ressources du sol, nous avons observé que deux espèces avaient à la fois des caractéristiques très « acquisitives » pour la lumière et très « conservatives » pour les ressources du sol par rapport à l'axe de gestion des ressources déterminé en écologie. Il s'agit des espèces *D. lablab* et *P. phaseolides* qui sont toutes deux des espèces légumineuses et volubiles. Ceci peut s'expliquer par les propriétés des lianes qui ont un syndrome de traits aérien particuliers selon Wyka *et al.* (2013) avec notamment de fortes valeurs de SLA, de LARa et vitesse de croissance relative qui leur confèrent de bonnes aptitudes à la compétition pour la lumière. Dans sa revue sur les lianes Wyka *et al.* (2013) montre que les données racinaires sont très peu nombreuses mais que l'on retrouve plutôt des systèmes racinaires profonds pour répondre à la forte évapotranspiration provoquée par la forte surface foliaire et chercher l'eau dans les couches profondes du sol, ce qui correspond au syndrome de trait de ces deux espèces.

Limites de l'étude et perspectives d'amélioration

Une limite de notre étude est le manque de caractérisation des interactions de compétition entre espèces et en particulier avec le bananier. Il manque dans cette étude l'évaluation du dis-service potentiel de diminution de la production bananière liée à la diminution des ressources du sol pour le bananier qui peut être provoqué par la présence d'une autre espèce adventice ou PdS.

Une de nos hypothèses de travail initiales était que la compétition est essentiellement régie par des interactions pour les ressources du milieu. Nous n'avons ainsi pas étudié les phénomènes allélopathiques c'est-à-dire les effets d'une plante sur une autre à travers la production de composés chimiques libérés dans l'environnement (Dore *et al.*, 2004). Or parmi les plantes du panel, certaines sont en fait connues pour leur effet allélopathique notamment sur les nématodes comme *Mucuna deeringiana*, *Cajanus cajan* et *Crotalaria spectabilis* (voir Quaranta, pour une revue). Il n'est pas exclu qu'un effet allélopathique soit intervenu lors de l'expérimentation de compétition entre espèces. A ce jour peu de méthodes sont disponibles pour caractériser l'allélopathie indépendamment de la compétition. De même pour l'étude des mycorhizes, nous ne connaissons pas les propriétés de mycorhization des espèces présentes dans le panel. Une caractérisation dans ce sens semblerait longue et fastidieuse mais intéressante pour affiner les stratégies vis-à-vis de la gestion des ressources hydrique et minérale (Cf. travaux de Fort (2013)).

Une autre limite de notre étude est de ne pas avoir étudié comment les valeurs de traits des espèces varient entre des individus cultivés en plante isolée et des individus cultivés en peuplement.

Les perspectives attendues à la suite de ce travail sont :

- des expérimentations pour évaluer les réponses des plantes à des diminutions de ressources dans le milieu,
- de nouvelles expérimentations sur de longs pas de temps pour étudier les relations entre espèces (incluant le bananier) en fonction de leur stratégie de compétition,
- des expérimentations pour étudier comment les valeurs de traits des espèces varient entre des individus cultivés en plante isolée et des individus cultivés en peuplement.
- et enfin des expérimentations entre PdS et bananier pour évaluer le dis-service de compétition pour les ressources du sol avec des espèces ayant des systèmes racinaires plus ou moins complémentaires du bananier.

Portée agronomique des travaux : contribution au choix de PdS adaptées aux systèmes bananiers

Ce travail s'inscrit dans les activités de l'UR GECO en Guadeloupe. Avec l'objectif de caractériser des plantes de services et de mettre au point des systèmes de cultures innovants durables à bas taux d'intrants, ces activités s'appuient sur une approche par traits fonctionnels pour prédire et évaluer les services rendus (Damour *et al.*, 2014a; Damour *et al.*, in press; Tardy *et al.*, in press, 2015) . Dans ce cadre mon travail s'est focalisé sur le service de régulation des adventices par la compétition et a eu pour ambition de caractériser les aptitudes des plantes de service à fournir ce service. En parallèle une autre thèse est dédiée au service d'assainissement du sol des nématodes par les plantes de services (Chauvin *et al.*, 2015). Un ouvrage visant à guider le choix des plantes de service dans les systèmes bananiers sera publié par l'UR GECO sur l'utilisation des plantes de services dans l'agrosystème bananier début 2016.

La principale application agronomique des résultats acquis au cours de cette thèse consiste en l'utilisation des caractérisations fonctionnelles des plantes effectuée pour contribuer au choix des PdS les plus adaptées aux différentes phases des systèmes de culture bananier. Ce choix est principalement guidé par la capacité des PdS à contribuer aux services agro-écosystémiques recherchés. Selon l'approche que nous avons choisie, ce choix peut être effectué sur la base de traits fonctionnels associés à ces services, mesurés sur les plantes.

Contribution des travaux au choix de PdS adaptées aux systèmes bananiers

Les résultats acquis au cours de cette thèse, ciblée sur les relations de compétition entre espèces de l'agrosystème bananier, nous permettent d'étudier le potentiel des PdS à contribuer aux services de contrôle des adventices.

Nous avons fait les hypothèses que les interactions entre plantes sont principalement régies par la compétition pour les ressources et que les aptitudes de compétition d'une PdS peuvent être évaluées à l'aide de son potentiel de croissance et d'acquisition et d'utilisation des ressources. Nous avons alors caractérisé les stratégies de compétition des plantes de services selon des traits liés aux fonctions d'acquisition de ressources aériennes et souterraines.

Rappel des stratégies de compétition

Les stratégies de compétition pour la lumière identifiées dans le chapitre 1 sont :

- stratégie d'ombrage : les espèces concernées ont pour caractéristiques un port érigé, une vitesse de croissance lente (SLA faible) et un taux de production de surface de feuille faible par rapport à la biomasse totale de la plante
- stratégie d'obstruction : les espèces concernées ont pour caractéristiques un port rampant ou semi-érigé rampant, une vitesse de croissance moyenne (SLA moyen par rapport au panel) et un taux de production de surface de feuille moyen par rapport à la biomasse totale de la plante (LAR moyen par rapport au panel)
- stratégie d'étouffement : les espèces concernées ont pour caractéristiques un port volubile, une vitesse de croissance forte (SLA fort par rapport au panel) et un taux de production de surface de feuille fort par rapport à la biomasse totale de la plante (LAR fort par rapport au panel) et une grande envergure

Dans notre panel de PdS, chacune de ces stratégies se décline avec des espèces à biomasse faible et des espèces à biomasse forte (par rapport à l'ensemble du panel étudié), et notamment pour la stratégie d'étouffement qui présentent des espèces avec très forte biomasse et des espèces à faible biomasse et qui nous laisse supposer que les espèces à forte production de biomasse auront un plus fort effet compétitif.

Les stratégies d'acquisition des ressources du sol identifiées dans le chapitre 2 sont :

- stratégie d'exploration : les espèces concernées ont pour caractéristiques une forte capacité à explorer le sol à la fois en largeur et en profondeur, un fort diamètre racinaire qui permet de perforer les différents horizons de sol et une forte surface de feuilles produite qui est à l'origine d'une forte évapotranspiration et donc d'une forte demande en eau et en azote.
- stratégie d'interception : les espèces concernées ont pour caractéristiques un faible et superficiel volume de sol exploré en largeur et en profondeur, une forte densité d'impacts racinaires par unité de volume de sol permettant de réduire la distance entre les ressources et les racines et un SRA moyen qui traduit une production de surface racinaire moyenne par rapport à la biomasse racinaire.
- stratégie d'exploitation : les espèces concernées ont pour caractéristiques un faible et superficiel volume de sol exploré en largeur et en profondeur, un SRA fort qui traduit une forte production de surface racinaire par rapport à la biomasse racinaire et donc une rapidité de production de racine et un LNC fort qui traduit une forte acquisition de ressource azotée.

Les espèces ayant des valeurs moyennes de traits et ne semblant pas favoriser une stratégie en particulier ont été regroupé dans une dernière stratégie qualifiée de neutre.

Les 3 stratégies extrêmes pourraient favoriser chacune l'acquisition d'une ressource particulière car elles ont chacune une zone d'exploration du sol propre et que les ressources du sol ne se trouvent pas toutes à la même profondeur dans le sol. La stratégie d'exploration pourrait favoriser l'acquisition de la ressource eau, la stratégie d'interception pourrait favoriser l'acquisition de ressources non mobiles comme le phosphore et la stratégie d'exploitation pourrait favoriser l'acquisition de la ressource azote.

L'identification de ces stratégies de plantes peut nous aider à identifier les PdS correspondant à des idéotypes de PdS pour chaque phase du système de culture bananier.

Lors de la période de **jachère**, on cherche à réguler les adventices et ainsi à maximiser la compétition pour l'ensemble des ressources de l'agrosystème. Néanmoins, cette période de jachère étant suivie par une replantation de bananier, il semble peu opportun de réduire le stock de ressources du sol surtout dans un contexte de réduction d'intrants au sens large. Nous cherchons alors une PdS qui va maximiser la compétition pour la lumière avec l'adventice. L'idéotype d'une PdS pour la jachère serait une plante qui va assurer un maximum de couverture du sol rapidement pour prendre de cours les adventices et provoquer un fort ombrage. Pour cela, elle aura un avantage compétitif si c'est une plante avec forte vitesse de croissance, forte envergure, forte production de feuilles/m² de sol, forte biomasse et grande hauteur pour avoir un avantage sur les espèces adventices ou volubile pour être dans la strate supérieure et ainsi accéder à la lumière.

D'après ces critères énoncés ci-dessus, et en termes d'acquisition et d'utilisation de lumière, les plantes à forte biomasse et à stratégie d'étouffement sont les plus proches de l'idéotype d'une plante de service assurant le service de régulation biologique des adventices par compétition pour la lumière en phase de jachère. Ce sont les espèces *Dolichos lablab* et *Pueraria phaseolides* qui présentent ces caractéristiques. Néanmoins les espèces à forte biomasse ayant une stratégie d'obstruction sont aussi envisageables comme *Brachiaria ruziziensis*, ainsi que les espèces à forte biomasse ayant une stratégie d'ombrage comme *Ricinus communis* mais elles seront peut-être moins efficaces dans la réalisation du service attendu.

Au niveau souterrain, dans le cas de la jachère il n'y a pas de contraintes liées à la compétition pour les ressources du sol avec le bananier. Les stratégies souterraines de PdS seront choisies en fonction des autres services que l'on peut rechercher dans cette période. Parmi les espèces permettant d'assurer la compétition pour la lumière on va par exemple privilégier le choix (i) d'une légumineuse si l'on cherche à accomplir un service d'approvisionnement en azote pour la culture suivante, (ii) d'une espèce à forte densité racinaire en surface si l'on cherche à limiter la lixiviation, (iii) d'une espèce à racine de gros diamètre si l'on cherche à décompacter et augmenter la porosité du sol.

Lors de la période du **1^{er} cycle des bananiers** après replantation on cherche à réguler les adventices mais sans impacter la croissance des jeunes bananiers. Dans ce cas nous cherchons une PdS qui présentera le meilleur compromis entre maximiser la compétition avec l'adventice par une réduction de la ressource lumière et minimiser la compétition avec le bananier par la lumière et les ressources du sol. L'idéotype d'une PdS de 1^{er} cycle serait alors une plante avec :

i) forte vitesse de croissance, forte envergure, forte production de feuilles/m² de sol, biomasse modérée pour limiter les besoins en ressources du sol (eau et nutriments), hauteur modérée pour ne pas faire de compétition pour la lumière au bananier, port rampant pour limiter l'entretien ou port volubile si on ajoute une technique culturale de gestion de la PdS en détournant des bananiers si elles grimpent dessus.

ii) un système racinaire complémentaire à celui du bananier c'est-à-dire une plante ayant une densité d'impact racinaire plus faible que le bananier dans l'horizon 0-20cm et plus forte dans l'horizon 40-80cm en profondeur, et si possible une plante légumineuse qui a la capacité de fixer l'azote de l'air par des nodules pour limiter la compétition pour cette ressource.

D'après ces critères, et en termes d'acquisition et d'utilisation de lumière, les plantes à stratégie d'étouffement et à faible biomasse sont les plus proches de l'idéotype recherché. *Neonotonia wightii* est un exemple d'espèce présentant ces caractéristiques. Les espèces à stratégie d'obstruction et à faible biomasse, comme *Arachis pintoï* sont aussi envisageables ainsi que les espèces à stratégie d'ombrage, faible biomasse et faible hauteur, comme *Tagetes patula*, mais peut-être avec une efficacité moindre.

En termes d'acquisition et d'utilisation de ressources du sol, nous avons identifiés 6 espèces ayant un système racinaire complémentaire du bananier et ces six espèces sont des légumineuses qui appartiennent au groupe d'espèces à stratégie neutre.

Si l'on combine les critères attendus par rapport à la compétition pour la lumière et pour les ressources du sol, on recherche donc une légumineuse à stratégie aérienne d'étouffement avec un système racinaire complémentaire au bananier. Il est possible de trouver une espèce de PdS répondant à ces critères, il s'agit de *N. wightii*. Cette espèce est une légumineuse, complémentaire avec le bananier au niveau de la distribution racinaire, a une stratégie neutre de compétition pour les ressources du sol, une stratégie d'étouffement de compétition pour la lumière avec une croissance aérienne rapide (SLA fort) et présente le compromis recherché en association avec le bananier : une forte production de surface de feuille pour une faible demande (LAR fort). Une deuxième espèce qui semble adaptée pour accomplir un service de régulation d'adventice en bananeraie est *Vigna unguiculata* var David. Cette espèce est une

légumineuse, complémentaire avec le bananier au niveau de la distribution racinaire, a une stratégie neutre de compétition pour les ressources du sol, une stratégie d'obstruction de compétition pour la lumière avec une croissance aérienne moyenne (SLA moyen) et présente le compromis recherché en association avec le bananier : une forte production de surface de feuille pour une faible demande (LAR moyen).

Autres éléments à prendre en compte dans le choix des PdS

Comme dit plus haut, le choix de PdS est principalement guidé par leur capacité à contribuer aux services agro-écosystémiques recherchés. Afin d'identifier les meilleures plantes pour une phase donnée, il est donc nécessaire de considérer aussi la capacité des plantes à contribuer aux services autres que la régulation des adventices. Dans le cas de la jachère, par exemple, un assainissement du sol vis-à-vis des nématodes est attendu. Cependant, aucune espèce de notre panel ne permet de combiner les services de régulation d'adventice et de régulation de nématodes (Damour *et al.*, 2014a). Il sera alors nécessaire de se tourner vers un mélange d'espèces combinant différentes caractéristiques intéressantes. L'intérêt de mettre en place un mélange d'espèces est d'éviter cet écueil car une PdS ne pourra pas à elle seule avoir toutes les caractéristiques de la plante idéale mais aussi de faire face aux aléas car deux espèces assurant le même service n'auront pas forcément la même réponse aux aléas climatiques. Ainsi le mélange des PdS dans le temps et dans l'espace tout au long du système de culture va déterminer l'accomplissement des différents services attendus : régulation, des adventices, régulation des nématodes, amélioration de la biodisponibilité des nutriments (Damour *et al.*, 2014a).

Dans l'espace : on peut semer des mélange d'espèces avec par exemple en jachère un mélange de PdS assurant le contrôle des nématodes et une régulation des adventices. Par exemple: *Brachiaria ruziziensis* pour réguler les adventices et *Crotalaria spectabilis* pour réguler les nématodes (Quaranta).

Dans le temps : on peut instaurer des relais entre PdS avec par exemple une plante annuelle qui va apporter un service d'assainissement en nématode pendant la jachère suivi d'une plante pérenne qui assurera la régulation des adventices à la replantation des bananiers. Par exemple : *Tagetes patula* pour réguler les nématodes dans la phase de jachère (Jankowska *et al.*, 2012) et *Arachis pintoï* pour réguler les adventices dans la phase de 1^{er} cycle des bananiers.

Les traits directement liés à un service attendu sont la base pour choisir une plante de service mais dans un agrosystème, les interventions sur la parcelle cultivée sont nombreuses et peuvent impacter la croissance et le développement des PdS et ainsi leur effet attendu. Il faut donc soit adapter l'itinéraire technique à la PdS, soit choisir une PdS qui n'a pas d'impact sur l'itinéraire technique. Pour cela il est important de prendre en compte des traits de croissance et de reproduction des PdS qui peuvent influencer les composantes de l'itinéraire technique comme :

- la durée de cycle de vie de la plante et son photopériodisme qui vont déterminer la date d'installation du couvert
- la taille des graines qui va impacter la profondeur et la modalité du semis
- ou encore le mode de reproduction de la plante (multiplication végétative, stolon, rhizomes) qui déterminera le mode de gestion du couvert (fauche, roulage, etc..)

Un dernier élément clé dans la mise en place d'un couvert végétal est la densité de semis. Le choix de la densité de semis de la PdS va dépendre directement de traits liés à la compétition, à savoir la vitesse de croissance en envergure et la surface maximale de couverture de la plante et indirectement de traits liés à la reproduction, à savoir la taille et le poids des graines qui vont influencer le coût du matériel végétal à se procurer.

Vers un outil de choix de PdS

Les résultats acquis dans cette thèse pourront être intégrés à un outil de choix de PdS. De manière directe, ils pourront permettre de renseigner des profils fonctionnels de PdS (Damour *et al.*, 2014a), qui permettront de choisir les plantes les plus appropriées par rapport à leur aptitude à rendre différents services. Si la caractérisation par des traits et des stratégies est approfondie et que l'on arrive à faire des expérimentations pour déterminer l'influence d'une stratégie sur une autre et mettre en évidence les traits d'effet principaux et les traits de réponse impactés on pourrait modéliser les interactions de compétition entre plantes selon leurs traits et stratégies et relier une ou des stratégies au service de régulation des adventices.

Mais ces résultats pourraient également être intégrés à :

- Un modèle mécaniste basé sur les traits des plantes tel que le modèle FlorSys développé par Colbach *et al.* (2010) de l'UMR Agroécologie de l'Inra de Dijon. Ce modèle simule l'effet des systèmes de culture sur la démographie des adventices en prenant en compte la croissance et la phénologie de chaque plante (cultivée ou adventice) et la compétition pour la

lumière (Colbach *et al.*, 2006; Colbach *et al.*, 2007; Gardarin *et al.*, 2012; Munier-Jolain *et al.*, 2013). Le nombre de paramètres d'entrée par espèce étant très grand (~100). Ces paramètres ont été mesurés ou estimés à partir de traits plus faciles d'accès pour une vingtaine d'espèces adventices. Toutefois cette calibration a été faite pour des systèmes de cultures en milieu tempéré. Tout reste à faire pour l'adapter aux systèmes de culture en milieu tropical car la croissance et la phénologie des plantes en milieu tropical sont différentes des espèces adaptées au milieu tempéré et il n'y a pas de saison hivernale durant laquelle les graines sont en dormance, les dynamiques du stock de graines dans le sol sont donc différentes.

- Un système expert, d'aide à la sélection de plantes de service pour différents contextes agro-écologiques et socio-économiques tel que Simserv développé par l'UR ASTRO de l'Inra de Guadeloupe (voir rapport Melfort 2010, <http://transfaire.antilles.inra.fr>) . La méthode de calcul utilisée est la méthode d'agrégation multicritère du logiciel DEXi qui permet de décomposer un problème en sous-problème plus petits et plus faciles à résoudre. La décomposition du problème se fait le long d'une structure hiérarchique (ou arbre de décision) où chaque module traite un sous-problème avec des critères et selon des règles de décision associées. Ainsi un module sur la compétition pour l'eau prend en compte, entre autre, la profondeur racinaire maximale de la culture principale et suivant la valeur du trait mesuré va lui associer la note « moins de 60 cm » ou « plus de 60 cm ». Différents traits fonctionnels associés à chaque sous problème (compétition pour l'eau, compétition pour la lumière, compétition pour les éléments minéraux, etc..) alimentent une base de données des différentes PdS et cultures principales sur laquelle repose un arbre de décision. Suivant les critères de contexte renseignés par l'utilisateur (ex : service attendu, culture principale), la hiérarchie des différents modules dans l'arbre de décision et les règles de décision associées, des « notes » finales seront attribuées aux différentes PdS renseignant sur l'efficacité à accomplir le service recherché.

Tous ces outils ne sont pas encore au point dans le cas de l'agrosystème bananier mais nous montrent l'intérêt et la diversité d'utilisation de la méthode de caractérisation des espèces par traits fonctionnels pour la conception de systèmes de culture. Alors qu'elle est utilisée dans le monde entier dans les études d'écologie, elle commence à être plébiscitée par d'autres pays que la France en agronomie (Dorn *et al.*, 2015; Galon *et al.*, 2015; Wood *et al.*, 2015).

CONCLUSION GENERALE

Conclusion

Les chapitres I et II nous ont permis de répondre aux deux premiers objectifs qui visaient à 1) caractériser un panel d'espèces de plantes de services (PdS) potentielles et d'adventices ainsi que deux cultivars de bananiers selon des traits fonctionnels liés à l'acquisition et l'utilisation des ressources aériennes et souterraines, et 2) identifier des stratégies de compétition sur la base des combinaisons de valeurs de traits obtenus pour chaque espèce. Nous avons montré que les espèces composant le panel étudié présentaient une grande diversité d'aptitudes à l'acquisition et l'utilisation des ressources du sol (comme l'eau, l'azote et le phosphore) et de la lumière. En caractérisant les stratégies de compétition aérienne et souterraine des espèces nous avons retrouvé le compromis de gestion des ressources, classiquement révélé en écologie, qui oppose des espèces ayant des aptitudes d'acquisition rapide des ressources à des espèces ayant des aptitudes de conservation des nutriments. Nous avons mis en évidence d'autres compromis d'investissement des ressources dans les différents organes des plantes. Un compromis entre l'investissement de ressource carbonée dans les tiges pour croître en hauteur ou dans la surface foliaire a été repéré par une corrélation négative entre la hauteur et le ratio de surface foliaire produite par unité de biomasse. Un compromis entre l'investissement de ressource carbonée pour la production de racines de gros diamètre permettant d'explorer un large volume de sol en profondeur et en largeur ou pour la production de racines fines et nombreuses pour exploiter efficacement un faible volume de sol a été repéré par une corrélation négative entre la taille de la zone de sol explorée et la densité d'impact racinaire par unité de surface de sol explorée.

Sur cette base et parallèlement aux niveaux aérien et racinaire, nous avons réparti les espèces en quatre stratégies de compétition, présentant chacune des syndromes de traits fonctionnels qui lui sont propres. Ainsi, les stratégies de compétition liées à l'acquisition et l'utilisation de la ressource lumière sont au nombre de quatre: une **stratégie d'ombrage** pour les espèces érigées qui ont un avantage compétitif dû à leur grande hauteur ; une **stratégie d'obstruction** pour les espèces rampantes et semi-érigées rampantes qui ont un avantage compétitif dû à leur croissance rapide et à leur capacité de ré-enracinement ; et une **stratégie d'étouffement** pour les espèces volubiles qui ont un avantage compétitif dû à la rapidité de leur croissance, à la forte surface foliaire développée par unité de biomasse et à leur capacité à grimper sur les plantes voisines. Cette dernière stratégie a été divisée en deux sous-groupes distincts, l'un avec des espèces à très forte production de biomasse et l'autre à faible production de biomasse. Les espèces à stratégie d'étouffement à forte biomasse sont attendues, a priori,

comme les espèces les plus compétitives pour la lumière en phase de jachère car elles présentent la plus forte biomasse, la plus forte production de surface foliaire par unité de biomasse et la capacité de grimper sur les plantes voisines. Cette classification nous a permis aussi d'identifier les espèces les plus adaptées en association avec les bananiers avec comme objectif la régulation des adventices. Il s'agit des espèces maximisant la couverture du sol avec un minimum de ressources prélevées, et qui présentent donc un ratio surface foliaire par unité de biomasse élevé comme les espèces à stratégie d'étouffement à faible production de biomasse.

Lors de la caractérisation des aptitudes d'acquisition et d'utilisation des ressources du sol nous avons abouti à une classification des espèces en quatre stratégies : une **stratégie d'exploration** pour les espèces qui explorent le sol en profondeur et en largeur avec des racines de gros diamètre pour satisfaire une forte demande d'évapotranspiration (on peut faire l'hypothèse que ces espèces présentent un avantage compétitif à l'acquisition de ressources qui se trouvent en profondeur dans le sol) ; une **stratégie d'exploitation** pour les espèces qui explorent le sol en surface rapidement avec des racines fines (on peut faire l'hypothèse que ces espèces présentent un avantage compétitif pour l'acquisition de ressource azotée) et une **stratégie d'interception** pour les espèces qui explorent le sol en surface avec un nombre très important de racines fines (on peut faire l'hypothèse que ces espèces présentent un avantage compétitif pour l'acquisition de ressource peu mobiles). Les espèces ne présentant pas d'aptitudes particulières pour être classer dans les trois stratégies de compétition décrites ci-dessus ont été regroupées dans une quatrième stratégie de compétition qualifiée de neutre. Dans cette caractérisation racinaire, un des traits mesurés pour réaliser la classification était la densité d'impact racinaire par unité de surface de sol. Nous avons étudié plus en détail cette densité d'impact racinaire dans les différentes couches de sol afin d'obtenir un profil de colonisation du sol par les racines pour chaque espèce. C'est sur la base de cette répartition racinaire que nous avons pu repérer les espèces ayant des systèmes racinaires « complémentaires » à celui du bananier afin de minimiser la compétition pour les ressources du sol avec ce dernier, c'est-à-dire qui présentent des systèmes racinaires qui vont puiser les ressources du sol dans des couches du sol différentes. Nous n'avons pas observé de relations strictes entre les stratégies de compétition aérienne et souterraine, par exemple les espèces présentant une stratégie d'exploration pour les ressources du sol peuvent avoir une stratégie aérienne d'étouffement fort (ex : *D. lablab*) ou d'ombrage (ex : bananiers).

Dans le chapitre 3 nous avons abordé l'effet compétitif des stratégies de PdS sur la croissance des adventices en situation de compétition pour essayer de répondre au troisième objectif de

la thèse qui visait à comparer les effets compétitifs des espèces en fonction de leur stratégie de compétition. Nous n'avons pas complètement rempli cet objectif en raison de difficultés expérimentales. Néanmoins nous avons montré que les principaux traits de réponse de l'adventice *B.pilosa* ayant le plus répondu à la compétition sont la surface foliaire spécifique et la hauteur végétative qui ont augmenté en réponse à la présence de PdS. Parallèlement, la valeur SPAD qui est un proxy de la teneur en chlorophylle des feuilles a diminué. Nous avons montré que les espèces de PdS qui ont provoqué les plus fortes réponses des traits de l'adventice sont celles qui présentaient comme traits d'effet un fort rapport de surface foliaire (LAR), une forte surface foliaire spécifique (SLA). Dans les caractérisations des aptitudes à l'acquisition et l'utilisation de la lumière (Chapitre 1), ces espèces ont des stratégies de compétition pour la lumière contrastées mais ont toutes une biomasse forte.

L'approche par des stratégies de compétition et l'étude des interactions de compétition en fonction des stratégies de compétition des espèces est intéressante et cela vaudrait le coup de relancer des expérimentations pour approfondir les connaissances sur les interactions entre stratégies de compétition car cela permettrait de simplifier les raisonnements pour choisir et associer deux espèces si l'on pouvait prévoir l'issue de la compétition en connaissant les stratégies de compétition des espèces.

Cette étude mérite d'être poursuivie pour approfondir les connaissances sur les interactions entre stratégies de compétition. S'il est possible de prévoir l'issue de la compétition à partir de la connaissance des stratégies des espèces, on peut imaginer qu'il sera alors possible, sur la base de la mesure des traits fonctionnels les plus déterminants, d'identifier les PdS les plus adaptées à la régulation des adventices en fonction de leur stratégie.

Le travail effectué dans cette thèse présente un potentiel pour raisonner le choix des espèces à introduire dans un système de culture comme nous l'avons fait pour identifier les PdS les plus proches des idéotypes de plantes pour réguler les adventices dans les phases de jachère et de début de 1^{er} cycle des systèmes de culture bananier. L'utilisation des traits fonctionnels en agronomie pour caractériser des plantes de services et évaluer leur aptitude à rendre un service agro-écosystémique est prometteuse et permet d'aborder de manière fonctionnelle les systèmes agricoles multi-espèces. C'est un très bon exemple de ce que peut être aujourd'hui l'agro-écologie à savoir un ensemble de pratiques agricoles privilégiant les interactions biologiques et visant à une utilisation optimale des possibilités offertes par les agrosystèmes. Mais ce n'est qu'un début, et de futurs projets vont prendre la suite de ce travail. Une direction que pourrait prendre la recherche dans ce domaine à la suite de mon travail est un approfondissement de l'effet des plantes de services sur la structuration de la communauté

végétale accompagnatrice dans les agrosystèmes bananiers antillais. Cela permettrait de i) valider les aptitudes déduites de ces caractérisations, ii) se baser sur ces caractérisations pour déduire (évaluer voire prédire) les propriétés de couverts multi-espèces, iii) utiliser ces caractérisations pour comparer les aptitudes de couverts. D'autres pistes de recherche concernent les autres services que l'on pourrait étudier avec cette démarche tel que l'entretien de la structure du sol.

BIBLIOGRAPHIE

Bibliographie

Aarssen, L.W., Keogh, T., 2002. Conundrums of competitive ability in plants: what to measure? *Oikos* 96, 531-542.

Aerts, R., 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *J. Exp. Bot.* 50, 29-37.

Altieri, M.A., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture Ecosystems & Environment* 74, 19-31.

Ansquer, P., Theau, J.P., Cruz, P., Viegas, J., Al Haj Khaled, R., Duru, M., 2004. Caractérisation de la diversité fonctionnelle des prairies à flore complexe : vers la construction d'outils de gestion. *Fourrage* 179, 353-368.

Anten, N.P.R., 2005. Optimal photosynthetic characteristics of individual plants in vegetation stands and implications for species coexistence. *Annals of Botany (London)* 95, 497-508.

Bardgett, R.D., Mommer, L., De Vries, F.T., 2014. Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.* 29, 692-699.

Berntson, G.M., 1994. MODELING ROOT ARCHITECTURE - ARE THERE TRADEOFFS BETWEEN EFFICIENCY AND POTENTIAL OF RESOURCE ACQUISITION. *New Phytologist* 127, 483-493.

Bittebiere, A.K., Mony, C., 2015. Plant traits respond to the competitive neighbourhood at different spatial and temporal scales. *Annals of Botany* 115, 117-126.

Blum, A., 2011. *Plant Water Relations, Plant Stress and Plant Production*. Springer-Verlag Berlin, Berlin.

Bourgouin, C., 2013. Consommations de produits phytosanitaires 2012 sur Banane.

Brauman, K.A., Daily, G.C., Duarte, T.K., Mooney, H.A., 2007. The nature and value of ecosystem services: An overview highlighting hydrologic services. *Annual Review of Environment and Resources*. Annual Reviews, Palo Alto, pp. 67-98.

Chanteloup, P., 2013. *Patrons d'organisation des traits aériens et racinaires en prairies humides: liens avec la production primaire (quantité et qualité)*. Université Rennes 1; Université européenne de Bretagne.

Chapman, N., Miller, A.J., Lindsey, K., Whalley, W.R., 2012. Roots, water, and nutrient acquisition: let's get physical. *Trends Plant Sci.* 17, 701-710.

Chauvin, C., Dorel, M., Villenave, C., Roger-Estrade, J., Thuries, L., Risède, J.-M., 2015. Biochemical characteristics of cover crop litter affect the soil food web, organic matter decomposition, and regulation of plant-parasitic nematodes in a banana field soil. *Applied Soil Ecology* 96, 131-140.

Chopart, J., Le Mézo, L., Mézino, M., 2009. RACINE 2: Software application for processing root data from impact counts on soil profiles: Software and user guide. RACINE 2: Software application for processing root data from impact counts on soil profiles: Software and user guide.

Colbach, N., Chauvel, B., Gauvrit, C., Munier-Jolain, N.M., 2007. Construction and evaluation of ALOMYSYS modelling the effects of cropping systems on the blackgrass life-cycle: From seedling to seed production. *Ecological Modelling* 201, 283-300.

Colbach, N., Durr, C., Roger-Estrade, J., Chauvel, B., Caneill, J., 2006. ALOMYSYS: Modelling black-grass (*Alopecurus myosuroides* Huds.) germination and emergence, in interaction with seed characteristics, tillage and soil climate - I. Construction. *European Journal of Agronomy* 24, 95-112.

Colbach, N., Kurstjens, D.A.G., Munier-Jolain, N.M., Dalbies, A., Dore, T., 2010. Assessing non-chemical weeding strategies through mechanistic modelling of blackgrass (*Alopecurus myosuroides* Huds.) dynamics. *European Journal of Agronomy* 32, 205-218.

Cornelissen, J.H.C., Werger, M.J.A., CastroDiez, P., vanRheenen, J.W.A., Rowland, A.P., 1997. Foliar nutrients in relation to growth, allocation and leaf traits in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia* 111, 460-469.

Damour, G., Dorel, M., 2010. Functional traits of the root systems : a tool to select cover-crops. The case of the banana-Neonotonia cropping system. In: Wery Jacques, S.-T.I.P.A. (Ed.), ESA Congress. 11, FRA, pp. 469-470.

Damour, G., Dorel, M., Quoc, H.T., Meynard, C., Risede, J.-M., 2014a. A trait-based characterization of cover plants to assess their potential to provide a set of ecological services in banana cropping systems. *European Journal of Agronomy* 52, 218-228.

Damour, G., Dorel, M., Quoc, H.T., Meynard, C., Risede, J.M., 2014b. A trait-based characterization of cover plants to assess their potential to provide a set of ecological services in banana cropping systems. *European Journal of Agronomy* 52, 218-228.

Damour, G., Garnier, E., Navas, M.L., Dorel, M., Risede, J.M., in press. Using Functional Traits to Assess the Services Provided by Cover Plants : A Review of Potentialities in Banana Cropping Systems. *Advances in Agronomy* 134.

Damour, G., Guérin, C., Dorel, M., submitted Leaf area development strategies of cover plants used in banana plantations identified from a set of plant traits. *European Journal of Agronomy*.

de Bello, F., Lavorel, S., Diaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D., Berg, M.P., Cipriotti, P., Feld, C.K., Hering, D., da Silva, P.M., Potts, S.G., Sandin, L., Sousa, J.P., Storkey, J., Wardle, D.A., Harrison, P.A., 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation* 19, 2873-2893.

de Mendiburu, F., 2014. *agricolae* : Statistical Procedures for Agricultural Research.

de Vida, F.B.P., Laca, E.A., Mackill, D.J., Fernandez, G.M., Fischer, A.J., 2006. Relating rice traits to weed competitiveness and yield: a path analysis. *Weed Science* 54, 1122-1131.

den Hollander, N.G., Bastiaans, L., Kropff, M.J., 2007. Clover as a cover crop for weed suppression in an intercropping design - I. Characteristics of several clover species. *European Journal of Agronomy* 26, 92-103.

Diaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quetier, F., Grigulis, K., Robson, M., 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 20684-20689.

Dore, T., Makowski, D., Malezieux, E., Munier-Jolain, N., Tchamitchian, M., Titttonell, P., 2011. Facing up to the paradigm of ecological intensification in agronomy: Revisiting methods, concepts and knowledge. *European Journal of Agronomy* 34, 197-210.

Dore, T., Sene, M., Pellissier, F., Gallet, C., 2004. An agronomic view of allelopathic phenomena. *Cahiers Agricultures* 13, 249-256.

Dorn, B., Jossi, W., van der Heijden, M.G.A., 2015. Weed suppression by cover crops: comparative on-farm experiments under integrated and organic conservation tillage. *Weed Research*, n/a-n/a.

Dunbabin, V.M., Postma, J.A., Schnepf, A., Pages, L., Javaux, M., Wu, L.H., Leitner, D., Chen, Y.L., Rengel, Z., Diggle, A.J., 2013. Modelling root-soil interactions using three-dimensional models of root growth, architecture and function. *Plant and Soil* 372, 93-124.

Duru, M., Cruz, P., Ansquer, P., Navas, M.L., 2014. Standing herbage mass: An integrated indicator of management practices for examining how fertility and defoliation regime shape the functional structure of species-rich grasslands. *Ecol. Indic.* 36, 152-159.

Duru, M., Cruz, P., Theau, J.P., Jouany, C., Ansquer, P., Al Haj Khaled, R., Therond, O., 2007. Typologies de prairies riches en espèces en vue d'évaluer leur valeur d'usage : bases agro-écologiques et exemples d'application. *Fourrage* 192, 453-475.

Duru, M., Therond, O., Martin, G., Martin-Clouaire, R., Magne, M.-A., Justes, E., Journet, E.-P., Aubertot, J.-N., Savary, S., Bergez, J.-E., Sarthou, J., 2015. How to implement biodiversity-based agriculture to enhance ecosystem services: a review. *Agronomy for Sustainable Development*, 1-23.

Ehrmann, J., Ritz, K., 2014. Plant: soil interactions in temperate multi-cropping production systems. *Plant and Soil* 376, 1-29.

Eisenhauer, N., 2012. Aboveground-belowground interactions as a source of complementarity effects in biodiversity experiments. *Plant and Soil* 351, 1-22.

Eissenstat, D., 1992. Costs and Benefits of Constructing Roots of Small Diameter. *Journal of Plant Nutrition* 15, 763-782.

Evans, J.R., 1989. PHOTOSYNTHESIS AND NITROGEN RELATIONSHIPS IN LEAVES OF C-3 PLANTS. *Oecologia* 78, 9-19.

Evans, J.R., Poorter, H., 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant Cell Environ.* 24, 755-767.

Falster, D.S., Westoby, M., 2003. Plant height and evolutionary games. *Trends Ecol. Evol.* 18, 337-343.

- Falster, D.S., Westoby, M., 2005. Alternative height strategies among 45 dicot rain forest species from tropical Queensland, Australia. *Journal of Ecology* 93, 521-535.
- Fort, F., 2013. Stratégies d'acquisition des ressources des plantes prairiales sous contraintes hydrique et minérale-Rôle du système racinaire dans la réponse aux facteurs structurant les communautés.
- Fort, F., Cruz, P., Jouany, C., 2014. Hierarchy of root functional trait values and plasticity drive early-stage competition for water and phosphorus among grasses. *Functional Ecology* 28, 1030-1040.
- Fort, F., Jouany, C., Cruz, P., 2012. Root and leaf functional trait relations in Poaceae species: implications of differing resource-acquisition strategies. *Journal of Plant Ecology*.
- Fortunel, C., Fine, P.V.A., Baraloto, C., 2012. Leaf, stem and root tissue strategies across 758 Neotropical tree species. *Functional Ecology* 26, 1153-1161.
- Fortunel, C., Violle, C., Roumet, C., Buatois, B., Navas, M.L., Garnier, E., 2009. Allocation strategies and seed traits are hardly affected by nitrogen supply in 18 species differing in successional status. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 11, 267-283.
- Freschet, G.T., Cornelissen, J.H.C., van Logtestijn, R.S.P., Aerts, R., 2010. Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. *Journal of Ecology* 98, 362-373.
- Fridley, J.D., 2001. The influence of species diversity on ecosystem productivity: how, where, and why? *Oikos* 93, 514-526.
- Fried, G., Kazakou, E., Gaba, S., 2012. Trajectories of weed communities explained by traits associated with species' response to management practices. *Agriculture Ecosystems & Environment* 158, 147-155.
- Gaba, S., Fried, G., Kazakou, E., Chauvel, B., Navas, M.-L., 2014. Agroecological weed control using a functional approach: a review of cropping systems diversity. *Agronomy for Sustainable Development* 34, 103-119.
- Gahoonia, T.S., Nielsen, N.E., 2004. Barley genotypes with long root hairs sustain high grain yields in low-P field. *Plant and Soil* 262, 55-62.

- Galon, L., Concenço, G., Perin, G.F., da Silva, A.F., Forte, C.T., de Adelio David, F., Radüz, L.L., Radunz, A.L., Andres, A., Tironi, S.P., 2015. Comparison of Experimental Methods to Assess the Competitive Ability of Weed Species. *American Journal of Plant Sciences* 6, 2185.
- Gardarin, A., Duerr, C., Colbach, N., 2012. Modeling the dynamics and emergence of a multispecies weed seed bank with species traits. *Ecological Modelling* 240, 123-138.
- Garnier, E., Cordonnier, P., Guillermin, J.L., Sonie, L., 1997. Specific leaf area and leaf nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in Mediterranean old-fields. *Oecologia* 111, 490-498.
- Garnier, E., Cortez, J., Billes, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J.P., 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630-2637.
- Garnier, E., Navas, M.-L., 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 32, 365-399.
- Garnier, E., Navas, M.-L., 2013. *Diversité fonctionnelle des plantes*. De Boeck, Bruxelles.
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., Laurent, G., 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15, 688-695.
- Ge, Z.Y., Rubio, G., Lynch, J.P., 2000. The importance of root gravitropism for inter-root competition and phosphorus acquisition efficiency: results from a geometric simulation model. *Plant and Soil* 218, 159-171.
- Gibson, D.J., Connolly, J., Hartnett, D.C., Weidenhamer, J.D., 1999. Designs for greenhouse studies of interactions between plants. *Journal of Ecology* 87, 1-16.
- Goldberg, D.E., 1996. Competitive ability: definitions, contingency and correlated traits. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 351, 1377-1385.
- Grime, J., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.*, 1169-1194.

Gunton, R.M., Petit, S., Gaba, S., 2011. Functional traits relating arable weed communities to crop characteristics. *Journal of Vegetation Science* 22, 541-550.

Hinsinger, P., 2001. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant and Soil* 237, 173–195.

Hirose, T., Werger, M.J.A., 1995. Canopy Structure and Photon Flux Partitioning Among Species in a Herbaceous Plant Community. *Ecology* 76, 466-474.

Ho, M.D., Rosas, J.C., Brown, K.M., Lynch, J.P., 2005. Root architectural tradeoffs for water and phosphorus acquisition. *Funct. Plant Biol.* 32, 737-748.

Hodge, A., Robinson, D., Griffiths, B.S., Fitter, A.H., 1999. Why plants bother: root proliferation results in increased nitrogen capture from an organic patch when two grasses compete. *Plant Cell Environ.* 22, 811-820.

Hummel, I., Vile, D., Violle, C., Devaux, J., Ricci, B., Blanchard, A., Garnier, E., Roumet, C., 2007. Relating root structure and anatomy to whole-plant functioning in 14 herbaceous Mediterranean species. *New Phytologist* 173, 313-321.

Imo, M., 2012. Managing Competition for Nutrients in Agro-Ecosystems. INTECH Open Access Publisher.

Iwasa, Y., Cohen, D., Leon, J.A., 1985. TREE HEIGHT AND CROWN SHAPE, AS RESULTS OF COMPETITIVE GAMES. *J. Theor. Biol.* 112, 279-297.

Jankowska, B., Jedrzczyk, E., Poniedzialek, M., 2012. Effect of intercropping carrot (*Daucus carota* L.) with french marigold (*Tagetes patula nana* L.) and pot marigold (*Calendula officinalis* L.) on the occurrence of some pests and quality of carrot yield. *Acta Agrobotanica* 65.

Jungk, A.O., 2002. Dynamics of nutrient movement at the soil-root interface. Marcel Dekker Inc., New York, USA.

Kattge, J., Diaz, S., Lavorel, S., Prentice, C., Leadley, P., Boenisch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P.B., Wright, I.J., Cornelissen, J.H.C., Violle, C., Harrison, S.P., van Bodegom, P.M., Reichstein, M., Enquist, B.J., Soudzilovskaia, N.A., Ackerly, D.D., Anand, M., Atkin, O., Bahn, M., Baker, T.R., Baldocchi, D., Bekker, R., Blanco, C.C., Blonder, B., Bond, W.J., Bradstock, R., Bunker, D.E., Casanoves, F., Cavender-Bares, J., Chambers, J.Q., Chapin,

F.S., III, Chave, J., Coomes, D., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Dobrin, B.H., Duarte, L., Durka, W., Elser, J., Esser, G., Estiarte, M., Fagan, W.F., Fang, J., Fernandez-Mendez, F., Fidelis, A., Finegan, B., Flores, O., Ford, H., Frank, D., Freschet, G.T., Fyllas, N.M., Gallagher, R.V., Green, W.A., Gutierrez, A.G., Hickler, T., Higgins, S.I., Hodgson, J.G., Jalili, A., Jansen, S., Joly, C.A., Kerkhoff, A.J., Kirkup, D., Kitajima, K., Kleyer, M., Klotz, S., Knops, J.M.H., Kramer, K., Kuehn, I., Kurokawa, H., Laughlin, D., Lee, T.D., Leishman, M., Lens, F., Lenz, T., Lewis, S.L., Lloyd, J., Llusia, J., Louault, F., Ma, S., Mahecha, M.D., Manning, P., Massad, T., Medlyn, B.E., Messier, J., Moles, A.T., Mueller, S.C., Nadrowski, K., Naeem, S., Niinemets, U., Noellert, S., Nueske, A., Ogaya, R., Oleksyn, J., Onipchenko, V.G., Onoda, Y., Ordonez, J., Overbeck, G., Ozinga, W.A., Patino, S., Paula, S., Pausas, J.G., Penuelas, J., Phillips, O.L., Pillar, V., Poorter, H., Poorter, L., Poschlod, P., Prinzing, A., Proulx, R., Rammig, A., Reinsch, S., Reu, B., Sack, L., Salgado-Negre, B., Sardans, J., Shiodera, S., Shipley, B., Siefert, A., Sosinski, E., Soussana, J.F., Swaine, E., Swenson, N., Thompson, K., Thornton, P., Waldram, M., Weiher, E., White, M., White, S., Wright, S.J., Yguel, B., Zaehle, S., Zanne, A.E., Wirth, C., 2011. TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17, 2905-2935.

Koohafkan, P., Altieri, M.A., Gimenez, E.H., 2012. Green Agriculture: foundations for biodiverse, resilient and productive agricultural systems. *Int. J. Agric. Sustain.* 10, 61-75.

Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16, 545-556.

Le Roux, X., Barbault, R., Baudry, J., Burel, F., Doussan, I., Garnier, E., Herzog, F., Lavorel, S., Lifran, R., Roger-Estrade, J., 2008. Agriculture et biodiversité. Valoriser les synergies. Expertise scientifique collective, synthèse du rapport, INRA (France).

Lipowsky, A., Roscher, C., Schumacher, J., Michalski, S.G., Gubsch, M., Buchmann, N., Schulze, E.D., Schmid, B., 2015. Plasticity of functional traits of forb species in response to biodiversity. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 17, 66-77.

Lu, Y.C., Watkins, K.B., Teasdale, J.R., Abdul-Baki, A.A., 2000. Cover crops in sustainable food production. *Food Rev. Int.* 16, 121-157.

Luck, G.W., Harrington, R., Harrison, P.A., Kremen, C., Berry, P.M., Bugter, R., Dawson, T.P., de Bello, F., Diaz, S., Feld, C.K., Haslett, J.R., Hering, D., Kontogianni, A., Lavorel, S., Rounsevell, M., Samways, M.J., Sandin, L., Settele, J., Sykes, M.T., van den Hove, S.,

Vandewalle, M., Zobel, M., 2009. Quantifying the Contribution of Organisms to the Provision of Ecosystem Services. *Bioscience* 59, 223-235.

Lynch, J.P., 2007. Roots of the second green revolution. *Australian Journal of Botany* 55, 493-512.

Lynch, J.P., 2013. Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. *Annals of Botany* 112, 347-357.

Lynch, J.P., Brown, K.M., 2001. Topsoil foraging - an architectural adaptation of plants to low phosphorus availability. *Plant and Soil* 237, 225-237.

MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17, 373-387.

Maire, V., Gross, N., Pontes, L.d.S., Picon-Cochard, C., Soussana, J.-F., 2009. Trade-off between root nitrogen acquisition and shoot nitrogen utilization across 13 co-occurring pasture grass species. *Functional Ecology* 23, 668-679.

Malezieux, E., Crozat, Y., Dupraz, C., Laurans, M., Makowski, D., Ozier-Lafontaine, H., Rapidel, B., de Tourdonnet, S., Valantin-Morison, M., 2009. Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 29, 43-62.

Mediene, S., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.P., de Tourdonnet, S., Gosme, M., Bertrand, M., Roger-Estrade, J., Aubertot, J.N., Rusch, A., Motisi, N., Pelosi, C., Dore, T., 2011. Agroecosystem management and biotic interactions: a review. *Agronomy for Sustainable Development* 31, 491-514.

Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC.

Mokany, K., Ash, J., 2008. Are traits measured on pot grown plants representative of those in natural communities? *Journal of Vegetation Science* 19, 119-126.

Mommer, L., Visser, E.J.W., van Ruijven, J., de Caluwe, H., Pierik, R., de Kroon, H., 2011. Contrasting root behaviour in two grass species: a test of functionality in dynamic heterogeneous conditions. *Plant and Soil* 344, 347-360.

Mommer, L., Weemstra, M., 2012. The role of roots in the resource economics spectrum. *New Phytologist* 195, 725-727.

Munier-Jolain, N.M., Collard, A., Busset, H., Guyot, S.H.M., Colbach, N., 2013. Modelling the morphological plasticity of weeds in multi-specific canopies. *Field Crops Research*.

Navas, M.L., Moreau-Richard, J., 2005. Can traits predict the competitive response of herbaceous Mediterranean species? *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 27, 107-114.

Navas, M.L., Violle, C., 2009. Plant traits related to competition: how do they shape the functional diversity of communities? *Community Ecology* 10, 131-137.

Osone, Y., Ishida, A., Tateno, M., 2008. Correlation between relative growth rate and specific leaf area requires associations of specific leaf area with nitrogen absorption rate of roots. *New Phytologist* 179, 417-427.

Osone, Y., Tateno, M., 2005. Nitrogen absorption by roots as a cause of interspecific variations in leaf nitrogen concentration and photosynthetic capacity. *Functional Ecology* 19, 460-470.

Pages, L., Becel, C., Boukcim, H., Moreau, D., Nguyen, C., Voisin, A.S., 2014. Calibration and evaluation of ArchiSimple, a simple model of root system architecture. *Ecological Modelling* 290, 76-84.

Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quetier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steege, H., van der Heijden, M.G.A., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C., 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61, 167-234.

Pierce, S., Brusa, G., Vagge, I., Cerabolini, B.E.L., 2013. Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. *Functional Ecology* 27, 1002-1010.

Poorter, H., Evans, J.R., 1998. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia* 116, 26-37.

Poorter, H., Niklas, K.J., Reich, P.B., Oleksyn, J., Poot, P., Mommer, L., 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist* 193, 30-50.

Prieto, I., Roumet, C., Cardinael, R., Dupraz, C., Jourdan, C., Kim, J.H., Maeght, J.L., Mao, Z., Pierret, A., Portillo, N., Rouspard, O., Thammahacksa, C., Stokes, A., 2015. Root functional parameters along a land-use gradient: evidence of a community-level economics spectrum. *Journal of Ecology* 103, 361-373.

Quaranta, B., Effet des plantes de service sur les bio-agresseurs des cultures.

Reich, P.B., 2014. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* 102, 275-301.

Reich, P.B., Ellsworth, D.S., Walters, M.B., 1998. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology* 12, 948-958.

Roumet, C., Urcelay, C., Diaz, S., 2006. Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field. *New Phytologist* 170, 357-368.

Scheepens, P.C., Muller-Scharer, H., Kempenaar, C., 2001. Opportunities for biological weed control in Europe. *Biocontrol* 46, 127-138.

Schwinning, S., Weiner, J., 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia* 113, 447-455.

Selaya, N.G., Anten, N.P.R., Oomen, R.J., Matthies, M., Werger, M.J.A., 2007. Above-ground biomass investments and light interception of tropical forest trees and lianas early in succession. *Annals of Botany* 99, 141-151.

Taiz, L., Zeiger, E., 2006. *Plant Physiology* Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Tardy, F., Moreau, D., Dorel, M., Damour, G., in press, 2015. Trait-based characterisation of cover plants' light competition strategies for weed control in banana cropping systems in the French West Indies. *European Journal of Agronomy*.

Team, R.C., 2014. R : A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Tixier, P., Lavigne, C., Alvarez, S., Gauquier, A., Blanchard, M., Ripoche, A., Achard, R., 2011. Model evaluation of cover crops, application to eleven species for banana cropping systems. *European Journal of Agronomy* 34, 53-61.

Tjoelker, M.G., Craine, J.M., Wedin, D., Reich, P.B., Tilman, D., 2005. Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytologist* 167, 493-508.

Tobin, M.F., Wright, A.J., Mangan, S.A., Schnitzer, S.A., 2012. Lianas have a greater competitive effect than trees of similar biomass on tropical canopy trees. *Ecosphere* 3.

Tribouillois, H., Fort, F., Cruz, P., Charles, R., Flores, O., Garnier, E., Justes, E., 2015. A Functional Characterisation of a Wide Range of Cover Crop Species: Growth and Nitrogen Acquisition Rates, Leaf Traits and Ecological Strategies. *Plos One* 10, e0122156.

Valladares, F., Martinez-Ferri, E., Balaguer, L., Perez-Corona, E., Manrique, E., 2000. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytologist* 148, 79-91.

Valladares, F., Niinemets, U., 2008. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. Annual Reviews, Palo Alto, pp. 237-257.

Vandermeer, J.H., 1989. *The Ecology of Intercropping*. Cambridge University Press, Cambridge.

Vile, D., Garnier, E., Shipley, B., Laurent, G., Navas, M.L., Roumet, C., Lavorel, S., Diaz, S., Hodgson, J.G., Lloret, F., Midgley, G.F., Poorter, H., Rutherford, M.C., Wilson, P.J., Wright, I.J., 2005. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany* 96, 1129-1136.

Violle, C., Garnier, E., Lecoecur, J., Roumet, C., Podgeur, C., Blanchard, A., Navas, M.-L., 2009. Competition, traits and resource depletion in plant communities. *Oecologia* 160, 747-755.

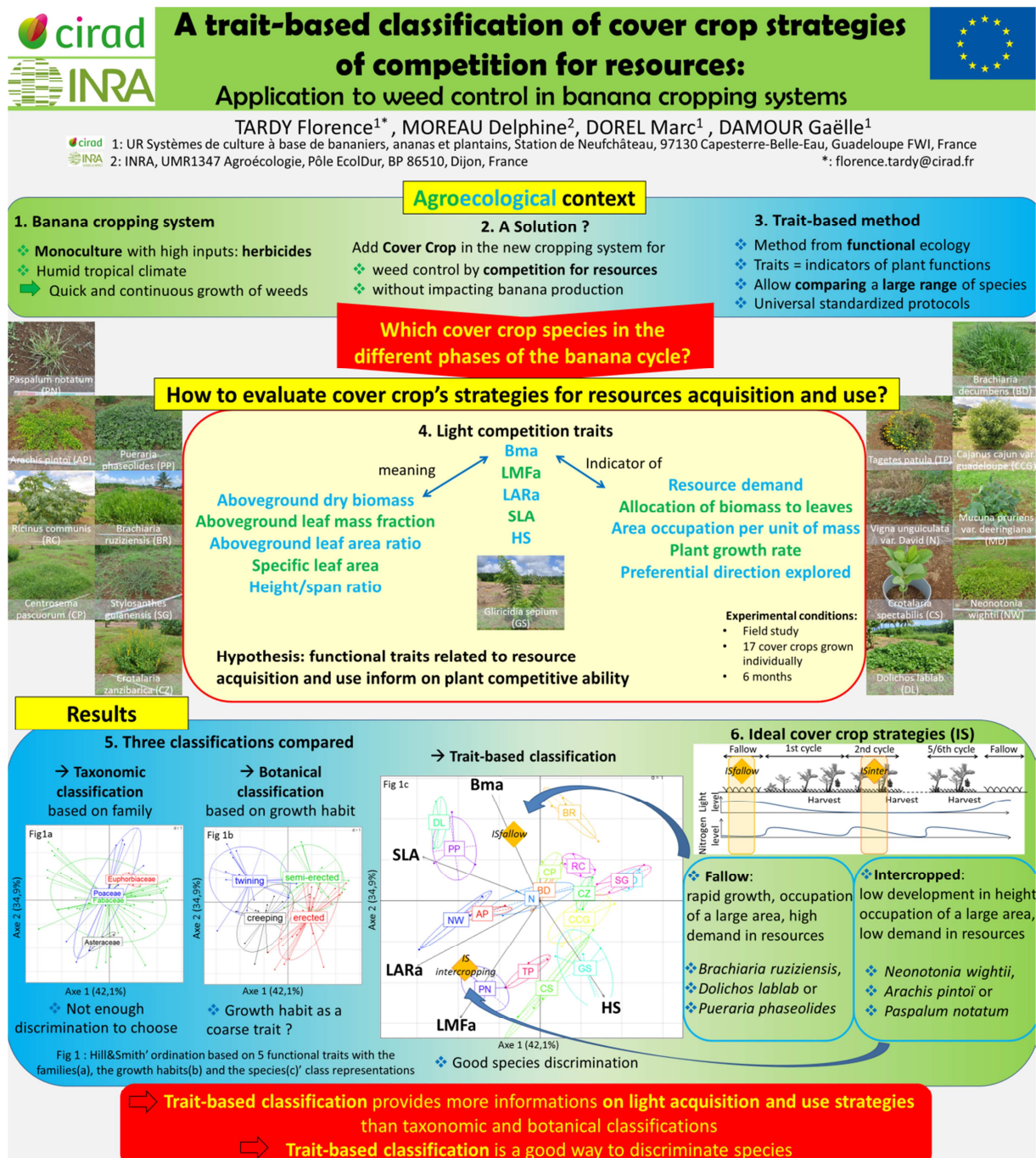
Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882-892.

- Westoby, M., 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199, 213-227.
- Wilke, B.J., Snapp, S.S., 2008. Winter cover crops for local ecosystems: linking plant traits and ecosystem function. *J. Sci. Food Agric.* 88, 551-557.
- Wilson, P.J., Thompson, K.E.N., Hodgson, J.G., 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* 143, 155-162.
- Wood, S.A., Karp, D.S., DeClerck, F., Kremen, C., Naeem, S., Palm, C.A., 2015. Functional traits in agriculture: agrobiodiversity and ecosystem services. *Trends Ecol. Evol.* 30, 531-539.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.L., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., Villar, R., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821-827.
- Wyka, T.P., Oleksyn, J., Karolewski, P., Schnitzer, S.A., 2013. Phenotypic correlates of the lianescent growth form: a review. *Annals of Botany* 112, 1667-1681.
- Zhang, W., Ricketts, T.H., Kremen, C., Carney, K., Swinton, S.M., 2007. Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecological Economics* 64, 253-260.
- Zhu, J.M., Lynch, J.P., 2004. The contribution of lateral rooting to phosphorus acquisition efficiency in maize (*Zea mays*) seedlings. *Funct. Plant Biol.* 31, 949-958.
- Zhu, S.D., Cao, K.F., 2010. Contrasting cost-benefit strategy between lianas and trees in a tropical seasonal rain forest in southwestern China. *Oecologia* 163, 591-599.
- Zimdahl, R.L., 2004. *Weed-crop competition : a review*. Blackwell publishing.

VALORISATION

- Poster pour le 13^e congrès de l'ESA à Debrecen, Hongrie.

[A trait-based analysis of cover crop strategies for resource acquisition and use: application to weed control in banana cropping systems.](#) Tardy Florence, Moreau Delphine, Dorel Marc, Damour Gaëlle. 2014. In : Book of abstracts of the ESA XIIIth Congress, 25-29 August 2014, Debrecen, Hungary. Péter Pepo, Jozsef Csajbok (eds.). s.l. : ESA, Résumé, 343-344. ISBN 978-963-473-723-0 http://www.esa2014.hu/doc/esa2014_proceedings.pdf



- Communication orale pour le 17^e congrès de l'EWRS à Montpellier, France

17th European Weed Research Society Symposium

"Weed management in changing environments", 23-26 June 2015, Montpellier, France

An analysis of the effects of cover crops' competition strategies on weed growth

Tardy F¹; Damour G¹; Revel-Mouroz A¹; Dorel M¹; Moreau D²

¹ CIRAD, UR26 SBPA, Capesterre-Belle-Eau, Guadeloupe, France.

² INRA, UMR1347 Agroécologie, BP 86510, F-21000 Dijon, France

(florence.tardy@cirad.fr)

Cover crops (CC) can contribute to the biological control of weeds via competition for resources. CC integration in cropping systems could be an alternative to the exclusive use of herbicides but the issue is to identify CC species or combinations of CC species adapted to local requirements. We previously developed a plant trait-based approach, originated in functional ecology, which allowed us to distinguish three competition strategies based on architectural and physiological plant abilities for seventeen potential CC species for banana cropping systems. The objective of the present study was i) to assess the efficiency of ten CC species with different competition strategies for the control of a weed species, *Bidens pilosa* (BP)- and ii) to evaluate if this efficiency differ between an early and a late control (timing thereafter).

A field experiment was conducted with BP and ten CC species. We tested three competition strategies (shading, obstruction or smothering) * two levels of control efficiency (+ or -, based on aboveground biomass) * two timings of control (early or late). Species with "shading" strategy only have the ability to shade weeds. Species with "obstruction" strategy have the ability to shade and they have adventitious roots on twigs which can obstruct the growing space of weeds. Species with "smothering" strategy have the ability to shade and they have tendrils enabling them to climb and smother weeds. A field experiment was conducted with 10 independent plots of monospecific cultures of BP as control treatments and 55 independent plots of weed-CC mixtures. We chose an additive design to evaluate the interspecific interactions. The CC density was determined for early (resp. late) control considering that CC species cover the ground twice quicker (resp. slower) than weed. The effects of the different CC species on BP were evaluated by their impact on BP growth traits. For light competition, we measured aboveground dry biomass, height, span, Specific Leaf Area (SLA), Leaf Dry Matter Content, Leaf Area Ratio, Leaf Mass Fraction, Leaf Soil Area ratio and chlorophyll leaf indicator. For soil-resources competition we measured root biomass, Specific Root Length and Root Dry Matter Contents from root samples at three depths. The experiment duration was 50 or 110 days according to the timing of control.

A preliminary analysis was based on Kruskal-Wallis tests to compare means of plant trait values between monospecific cultures of weed and weed-CC mixtures on the early control modality. Results suggest that the traits of BP which most respond to CC are height, SLA and chlorophyll measure and that the + level of each strategy has a stronger effect on BP than the - level. Among the three CC strategies, "smothering" and "obstruction" caused the most of changes on the weed traits.

A deepest analysis will allow us to make assumptions on the links between the traits defining strategies and the effects observed on a target weed in order to improve biological weed control by CC.

- Articles dans revues à comité de lecture :

Tardy, F., Moreau, D., Dorel, M., Damour, G., 2015. Trait-based characterisation of cover plants' light competition strategies for weed control in banana cropping systems in the French West Indies. *European Journal of Agronomy* 71, 10-18.

Tardy, F., Damour, G., Dorel, M., Moreau, D., soumis. Functional trait-based characterisation of the competitive ability of banana, weed and cover plant species to exploit soil resources. *Plant&Soil*.

Résumé de thèse : Les agroécosystèmes bananiers aux Antilles, longtemps menés en monocultures intensives, ont pris le virage d'une gestion agro-écologique depuis la mise en place du Plan Banane Durable en 2009. Pour atteindre l'objectif de diminution de l'utilisation des intrants chimiques, l'introduction de plantes de services (PdS) destinées à accomplir des services écosystémiques est à l'étude pour concilier au mieux les enjeux agronomiques et environnementaux. Parmi ces services, la régulation biologique des adventices par les PdS nécessite d'introduire des espèces ayant une bonne aptitude à la compétition pour la lumière vis-à-vis des adventices. Néanmoins la réalisation de ce service ne doit pas engendrer un dis-service vis à vis de la production agricole par les bananiers en provoquant une compétition pour les ressources minérales et hydriques du sol. Une bonne connaissance des processus de compétition aérienne et souterraine mis en place par les PdS est alors indispensable pour raisonner leur utilisation dans le système de culture. Nous avons choisi une approche par traits fonctionnels pour caractériser les espèces de cet agrosystème très anthropisé car l'étude exhaustive de processus écophysologiques n'est pas adaptée pour le grand panel de plantes de services potentiellement utilisables. Nous faisons l'hypothèse qu'une combinaison de valeur de traits fonctionnels liés à l'acquisition et l'utilisation des ressources du milieu reflète une stratégie de compétition. Les objectifs de cette thèse sont de 1) caractériser un panel d'espèces de PdS potentielles et d'adventices ainsi que deux cultivars de bananiers selon des traits fonctionnels liés à l'acquisition et l'utilisation des ressources aériennes et souterraines, 2) identifier des stratégies de compétition sur la base des combinaisons de valeur de traits obtenus pour chaque espèce et 3) comparer les effets compétitifs des espèces en fonction de leur stratégie de compétition. Cette étude repose sur un travail bibliographique pour identifier les traits d'intérêt, une première expérimentation au champ pour caractériser la stratégie de compétition des différentes espèces par la mesure de traits fonctionnels sur des plantes isolées et en situation de ressources non limitantes et sur une deuxième expérimentation au champ pour caractériser les relations de compétition entre espèces en fonction de leur stratégie respective. L'analyse des résultats a permis de construire deux classifications des espèces en fonction de leur stratégie, l'une basée sur les traits de compétition pour la lumière et l'autre basée sur les traits de compétition pour les ressources du sol. Nos résultats ont permis de distinguer 4 stratégies de compétition aérienne pour la lumière (« ombrage », « obstruction », « étouffement faible », « étouffement fort ») et 4 stratégies de compétition souterraine pour les ressources du sol (« exploration », « occupation », « exploitation », « neutre »). Les espèces du panel ont été replacées sur les grands axes de différenciation d'espèces de l'écologie opposant des stratégies de conservation et de capture des ressources. Les résultats ne mettent pas en évidence de liens entre stratégies aériennes et souterraines. Ces classifications fonctionnelles peuvent être utilisées pour identifier les espèces les plus adaptées, a priori, au contrôle des adventices dans le système de culture bananier aux Antilles. L'utilisation de traits fonctionnels dans un contexte agronomique a permis d'acquérir une meilleure connaissance des aptitudes des espèces à la compétition et ouvre des perspectives quant à la création d'un outil d'aide au choix des espèces composant des couverts multi-espèces.

Mots clés : traits fonctionnel, stratégies de compétition, plantes de services, régulation des adventices, agro-écosystème bananier

Abstract: Banana agro-ecosystems in the French West Indies have relied for a long time on intensive monocultures. A shift to agroecological management practices have been made since the "Plan Banane Durable" program in 2009. To achieve the aim of reducing the use of chemical inputs, the introduction of cover plants to deliver agroecosystem services under study to reconcile agronomic and environmental issues. These services include the biological control of weeds by cover plants which requires to introduce cover plant species with a good ability to compete for light towards weeds. However the introduction of cover plants should not cause a dis-service by reducing the production of bananas through a competition for mineral and water soil resources. A better knowledge of aboveground and belowground competition process by cover plants is then essential to reason their use in cropping systems. We chose an approach based on functional traits to characterize plant species from this very anthropized agroecosystem because an exhaustive study of the ecophysiological processes underlying competition is not suitable for a large panel of potentially useful cover plant species. We assume that a combination of values of functional traits related to the acquisition and use of resources reflects a strategy of competition. The objectives of this thesis were 1) to characterize a panel of potential cover plant and weed species as well as two banana cultivars according to functional traits related to the acquisition and use of aboveground and belowground resources, 2) identify competition strategies on the basis of the combinations of trait values obtained for each species and 3) comparing the competitive effects of the species as a function of their competition strategies. This study is based on a bibliographic work to identify traits of interest, a first field experiment to characterize the competition strategy of the different species by measuring functional traits on plants grown individually and in non-limiting resources conditions and a second field experiment to characterize the competitive relationships between species according to their respective competitive strategies. The analysis of the results allowed us to build two classifications of species according to their strategy, one based on competitive traits for light and the other one based on the competitive traits for soil resources. Our results allowed to distinguish four aboveground competition strategies for light ("shade", "obstruction", "smothering low", "strong smothering") and four belowground competition strategies for soil resources ("exploration", "occupation", "exploitation", "neutral"). The species of the panel were replaced on the main axes of differentiation between species in ecology opposing resource conservation and capture strategies. The results do not show links between aboveground and belowground strategies. These functional classifications can be used to identify the most qualified species, a priori, to be used in banana cropping systems of the French West Indies. The use of functional traits in an agronomic context enabled us to acquire a better knowledge of the species competition abilities and opens perspectives for the establishment of a decision-making tool for the choice of species to include in multi-species cover.

Keywords: functional traits, strategy of competition, cover plants, weed control, banana agroecosystem